Tome 57, nº 6. — Avril 1950

ZOOLOGISCHE ANSTALT DER UNIVERSITÄT BASEL
Vorsteher: Prof. Dr. A. PORTMANN

Histologische Studien am Wolff'schen Körper (Mesonephros) der Vögel und über seinen Umbau zu Nebenhoden und Nebenovar

von

Hans Rudolf STAMPFLI

Mit 26 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG

Die umfangreiche Literatur, die sich mit der Histologie der definitiven wie auch der embryonalen Nieren befasst, lässt sich in 2 Gruppen einteilen:

Einerseits handelt es sich um rein anatomisch-mikroskopische Beiträge zur Entwicklung und zum Aufbau der einzelnen Nierenelemente, wie z. B. des Glomerulus oder der Kanälchen und deren Unterteilung in verschiedene Abschnitte. Während schon früh die menschliche Niere analysiert wurde, war man jedoch, was die komplizierte Entwicklung dieses Organs anbetrifft, gezwungen, embryonales Material verschiedener Tierformen als Untersuchungsobjekt herbeizuziehen. Dies hatte zur Folge, dass die schon seit längerer Zeit bekannten, aber meist nur äusserlich-morphologisch beschriebenen Vor- und Urnieren mehr in den Vordergrund rückten. Man begnügte sich jedoch meistens mit der Abklärung ihrer komplizierten Anfangsentwicklung, bei älteren

Stadien versuchte man höchstens noch den grobhistologischen Bau abzuklären. Erst in letzter Zeit, nachdem sowohl Entwicklung wie auch die Feinstruktur der Nachnieren bis ins Détail bekannt waren, kam man dazu, auch Pro- und Mesonephros histologisch genauer zu untersuchen, wobei aber die Vögel eher stiefmütterlich behandelt wurden.

Anderseits handelt es sich bei der Nieren-Literatur um Arbeiten, die mit physiologischer Zielsetzung an Hand histologischer Bilder verschiedene Funktionsstadien abzuklären und abzugrenzen versuchen. Viel beschrieben wurden die angeblich funktionellen Variationen im Epithel der Nierenkanälchen, wie z. B. die periodisch schwankende Höhe oder die Ausstossung von Sekretblasen in das Lumen. Die meisten der beschriebenen Zustände aber lassen sich auf Fixierungseinflüsse zurückführen, wie sie beim äusserst empfindlichen Nierengewebe sehr oft auftreten und die die endgültige Beurteilung der beobachteten Tatsachen meist erschweren, wenn nicht gar verunmöglichen.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit beiden Gebieten; als Untersuchungsobjekt diente die Urniere (Mesonephros, Wolff'scher Körper) der Vögel. Unser Ziel war, ihre histologische Struktur abzuklären. Zugleich wurde versucht, ihre immer noch fragliche Funktion zu beweisen, und dies bei verschiedenen, in ihrer systematischen Stellung und Lebensweise stark voneinander abweichenden Arten. Dadurch wird es möglich, die Bedeutung dieses embryonalen Organes zu erfassen, sodass die von Portmann (1935, 1938) an Hand anatomischer und morphologischer Unterschiede abgegrenzten Ontogenese-Typen auch auf Grund der embryonalen Niere untersucht werden können.

Da über die erste Entwicklung des Wolff'schen Körpers von früheren Autoren erschöpfend berichtet wird, war es unnötig, in dieser Arbeit noch näher darauf einzugehen. Als Ausgangspunkt wurde dasjenige Stadium gewählt, bei dem die ersten Kanälchen in ihren Hauptteilen vorhanden, aber noch nicht ausdifferenziert sind.

Im Folgenden wurde die Differenzierung dieser Nierenelemente bis zum Endstadium beobachtet, ihr anschliessender Abbau und Umbau zu den Teilen des Nebenhodens und des Nebenovars, wozu es unerlässlich war, eine möglichst lückenlose Serie von Jungvögeln zu untersuchen und auch das Endstadium, der Nebenhoden und das Nebenovar des Adulttieres miteinzubeziehen.

Ich möchte es nicht versäumen, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann an dieser Stelle für seine Anregung und sein ständiges Interesse meiner Arbeit gegenüber aufs herzlichste zu danken, wie auch allen denjenigen, die mir bei der Beschaffung des oft nicht leicht erhältlichen Materials behilflich waren.

MATERIAL UND TECHNIK

Insgesamt wurden 11 Arten betrachtet. Bei der Auswahl musste darauf geachtet werden, Vertreter von möglichst verschiedenen systematischen Gruppen herbeizuziehen.

Als Nestflüchtertypen sind vertreten:

Haushuhn, *Gallus domesticus* L., mit einer Brutdauer von 21 Tagen, (3 Rassen: blaue Holländer, blaue Holländer × Leghorn, Barnevelder),
Flusseeschwalbe, *Sterna hirundo* L., Brutdauer 20 Tage,
Wachtel, *Coturnix coturnix* L., Brutdauer 18 Tage.

Nesthockertypen:

archaische Formen:

Alpensegler, *Apus melba* L., Brutdauer 20 Tage,
Mauersegler, *Apus apus* L., Brutdauer 18 Tage.

evoluierte Formen:

Amsel, *Turdus merula* L., Brutdauer 14 Tage,
Star, *Sturnus vulgaris* L., Brutdauer 14 Tage,
Haussperling, *Passer domesticus* L., Brutdauer 14 Tage,
Mönchsgrasmücke, *Sylvia atricapilla* L., Brutdauer 14 Tage,
Mehlschwalbe, *Delichon urbica* L., Brutdauer 14 Tage,
Wellensittich, *Melopsittacus undulatus* Gould, Brutdauer 18 Tage.

Besonders genau untersucht wurden Huhn, Alpensegler und Amsel, bei denen auch die postembryonale Umbildung des Mesonephros zum Nebenhoden und Nebenovar sowie der Adultzustand in Bezug auf diese Organe betrachtet wurde. Da kein Adulttier des Alpenseglers untersucht werden konnte, wurde an seiner Stelle der ihm nahe verwandte und häufiger vorkommende Mauersegler genommen.

Die übrigen 8 Arten dienten zur Kontrolle und zur eventuellen Ausweitung der Ergebnisse wie natürlich auch zur vergleichenden Betrachtung. — Insgesamt werden 122 Schnittserien angefertigt, wovon 27 auf das Huhn, 21 auf den Alpensegler und 24 auf die Amsel fallen. Die übrigen verteilen sich ungefähr gleichmässig auf die andern Arten.

Mit Ausnahme vom Huhn, dessen Eier und Junge von Geflügelfarmen genau datiert bezogen werden konnten und vom Alpensegler, die wir von einer kontrollierten Brutkolonie in Solothurn erhielten, wurde das Material im Freien gesammelt, und, wenn nötig, im Brutschrank weitergebrütet.

Die für die vorliegende Arbeit wichtige Altersbestimmung der Tiere bot beim embryonalen Material oft Schwierigkeiten. Das Alter der Jungvögel war durch die tägliche Kontrolle der Nester und Notierung des Schlüpftages leicht zu ermitteln. Das Alter der Embryonen musste an Hand des beobachteten Schlüpftages rückschauend ermittelt werden und wurde dann noch durch vergleichende Messungen bekräftigt. Als Schlüpftag werden die 24 Stunden vor dem Schlüpfmoment bezeichnet, als 1. Postembryonaltag die darauf folgenden 24 Stunden. — Als Abkürzungen gelten e für embryonal, pe für postembryonal.

Da das Nierengewebe schon einige Minuten nach dem Tode post-mortale Veränderungen zeigt und oft durch die verschiedenen Fixierungsbehandlungen die Feinstrukturen sich stark ändern, wurde auf die Fixierungstechnik grossen Wert gelegt. Zur Anwendung gelangten die Gemische von Bouin, Bouin-Dubosq-Brasil, Heidenhain's Susa, Carnoy und Formol. Zum weiteren Vergleich wurden auch noch einige mit Zenker fixierte Embryonen aus dem Materialvorrat des zoologischen Institutes herangezogen.

Jüngere Embryonen (ca. bis 5. e-Tag) wurden ganz fixiert; bei den älteren war es unbedingt notwendig, sie ventral zu öffnen und den Darmtractus und die Leber herauszupräparieren, um eine einwandfreie Fixierung zu erhalten. Sämtliche Embryonen wurden lebend in die Flüssigkeit gebracht. Die Jungvögel und die Adulttiere wurden chloroformiert, sofort ausgeweidet und der craniale Teil der Niere mit den aufsitzenden Gonaden fixiert. Die Dauer der Fixierung betrug rund 24 Stunden, ausgenommen bei Carnoy, wo 30 Minuten bis 2 Stunden, je nach Objektgrösse, genügen. — Im allgemeinen ist zu sagen, dass alle Gemische dasselbe Bild ergaben,

am klarsten erschien es bei SUSA und BOUIN, bei CARNOY-Behandlung ist oft der Rand des Organs überfixiert.

Zur Herstellung der Präparate wurde die Methylbenzoat-Celloidin-Methode von PÉTERFI benutzt in Verbindung mit der nachträglichen Behandlung mit Benzol und Paraffineinbettung, die sich sehr bewährte. Beim Jungvogelmaterial durfte die Entwässerung im absoluten Alkohol nur kurz vorgenommen werden, da ein längeres Liegenlassen die Nieren ausserordentlich härtet und das Schneiden erschwert.

Die mit Eiweissglycerin aufgeklebten 7 (—10) μ dicken Schnitte wurden gefärbt mit M. HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin mit Nachfärbungen in Säureorange G, Eosin und Benzopurpurin, HEIDENHAIN's Azan und Methylblau-Eosin nach MANN mit einer Zugabe von Säureorange G zur besseren Hervorhebung der plasmatischen Strukturen.

Einige Serien wurden mit der Cyclonlack-Methode behandelt, bei welcher die Schnittbänder, auf Glasplatten aufgeklebt und gefärbt, mit dem dünnflüssigen Lack übergossen werden und nach dem Trocknen die erstarrte Lackfolie samt den Schnitten abgehoben wird, worauf die einzelnen, ausgewählten Schnitte ausgeschnitten und mit Canadabalsam auf normale Objektträger eingedeckt werden.

Die Zeichnungen wurden mit dem ABBÉ'schen Zeichnungsapparat ausgeführt, als mikroskopische Optik dienten ZEISS-Objektive und -Okulare verschiedener Grösse.

I. MORPHOLOGISCHER TEIL

1. ALLGEMEINES.

In Bezug auf die Urniere, ihrer Entwicklung, ihrem Aufbau und Abbau lässt sich die Brutdauer aller untersuchten Arten in 4 gleiche Teile einteilen. Besonders deutlich ist dies bei der histologischen Betrachtung, lässt sich aber auch schon äusserlich an der Form und der Lage der Urniere erkennen. Die Unterschiede, die bei den verschiedenen Arten zutage treten, lassen sich, abgesehen von der Grösse, nur histologisch erfassen, äusserlich-morphologisch verhalten sie sich gleich.

Da die Brutdauer der einzelnen Arten nach Individuum, Rasse

und Witterungsverhältnissen variieren kann, kann sich auch ihre Einteilung in Viertel verschieben. — Da die morphologische, noch mehr aber die gesamte histologische Betrachtung sich auf dieser Vierteleinteilung der Brutzeit aufbaut, sei hier ihre zeitliche Abgrenzung der 3 genauer untersuchten Arten wie auch eines Vertreters mit 18 Tagen Brutdauer angegeben. Sämtliche anderen untersuchten Arten zeigen dieselbe Einteilung wie der Vertreter ihrer Brutzeit:

Art	1. Viertel	2. Viertel	3. Viertel	4. Viertel
Huhn	1.—5. Tag	5.—10. Tag	10.—15½. Tag	15½.—21. Tag
Alpensegler	1.—5. Tag	5.—10. Tag	10.—15. Tag	15.—20. Tag
Amsel	1.—3½. Tag	3½.— 7. Tag	7.—10½. Tag	10½.—14. Tag
Wachtel	1.—4½. Tag	4½.— 9. Tag	9.—13½. Tag	13½.—18. Tag

2. Der embryonale Meso- und Metanephros.

Erstes Viertel der Brutzeit.

Auffallend ist, bei Eröffnung der Körperhöhle bei Embryonen des ersten Viertels, die relative Grösse der Urnieren. Sie liegen ganz dorsal, beidseitig der Wirbelsäule und haben eine spindelartige Form. Auf der Medialseite beider Nieren, ungefähr in der Mitte ihrer Längenausdehnung gelegen, erkennt man die in Bildung begriffenen Gonaden (Keimepithel), die sich aber nur durch ihre hellere Färbung und glattere Oberfläche vom Untergrund abheben; plastisch gut gegen ihre Umgebung abgegrenzt sind sie erst am Ende des 1. Viertels. — Die Urniere lässt eine Querstreifung erkennen, die von der hier noch deutlich metameren Anordnung der Kanälchen herrührt (Abb. 1).

Die durchschnittliche Längenausdehnung des Mesonephros beträgt 3.5 mm, die Breite (in Gonadenhöhe gemessen) 0.5 mm. Die Gonaden weisen eine Länge von 0.8 mm und eine Breite von 0.1 mm auf. Die Artunterschiede sind noch gering, sowohl was Nieren wie Gonaden anbetrifft, da die Entwicklung der ersten Tage bei sämtlichen Vögeln sehr gleichartig verläuft.

Um die relative Grösse zu erfassen, wurde eine Längenmessung am Embryo ausgeführt; unter KE verstehen wir diejenige Strecke, die von der Kloake (oder, bei jüngeren Stadien, vom Ort

wo sie sich bildet) zum cranialen Ansatzpunkt der Vorderextremität reicht. Eine Nacken-Steisslänge würde durch die stark variierende Krümmung des Halses keinen Vergleichswert geben, während die Krümmung des Rumpfes allein nur gering ist.

Die Länge KE beträgt im 1. Viertel bei allen Arten durchschnittlich 4 mm, woraus zu sehen ist, dass die Urniere zum Beginn der Brutzeit in ihrer Längenausdehnung fast die ganze Körperhöhle beansprucht.

Zweites Viertel der Brutzeit.

Im Verlauf der nächsten Bruttage verdickt sich die Urniere im caudalen Teil, die Gonaden werden heller und heben sich körperlich von ihrer Unterlage ab. So erreicht der Mesonephros in der Mitte des zweiten Viertels eine Form, wie sie Abb. 2 zeigt. Die Grundform ist eine Spindel, deren Achsen caudal in einem Winkel von 40—50 Grad aufeinander stehen. Da die individuelle Verschiedenheit aber gross ist, so entstehen oft von obiger Grundform mehr oder weniger abweichende Bilder. Der am oberen Ende der Urniere aufsitzende spitze Ausläufer, der noch von einem Rest des Vornierenganges begleitet wird, verschwindet während den folgenden Tagen vollständig. Die Gonaden sind deutlich in die Länge gewachsen und können eventuell schon eine Rechts-Links-Verschiedenheit zeigen, die allerdings, wenn sie nicht stark ausgeprägt ist, noch nichts mit einer Geschlechtsdifferenzierung zu tun hat (Kummerlöwe 1930). — In der Nähe der Gonaden, neben der Aorta am cranialen Ende des Mesonephros gelegen, erkennt man die beiden Nebennieren.

Durch die an allen vorhandenen Tieren, sowohl an der linken wie an der rechten Urniere vorgenommenen Messungen erhalten wir für die Mitte des 2. Viertels folgende Mittelwerte für Niere und Gonade:

Art	Mesonephros-Länge	Mesonephros-Breite in Gonaden-Höhe	Gonaden-Länge Mittelwert von links u. rechts	Gonaden-Breite Mittelwert von links u. rechts	KE
Huhn (8. Tg.)	5.0 mm	2.2 mm	2.0 mm	0.5 mm	7.5 mm
Alpensegler (7./8. Tag)	2.4 mm	1.1 mm	1.0 mm	0.2 mm	4.5 mm
Amsel (6. Tg.)	3.2 mm	1.3 mm	1.2 mm	0.2 mm	6.0 mm

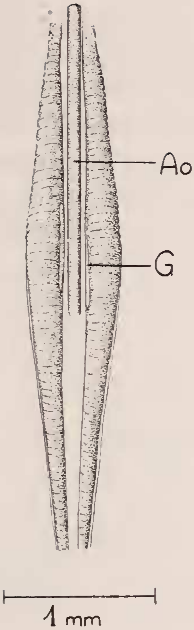


Abb. 1

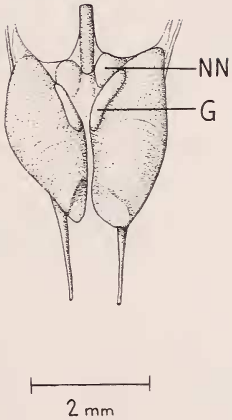


Abb. 2

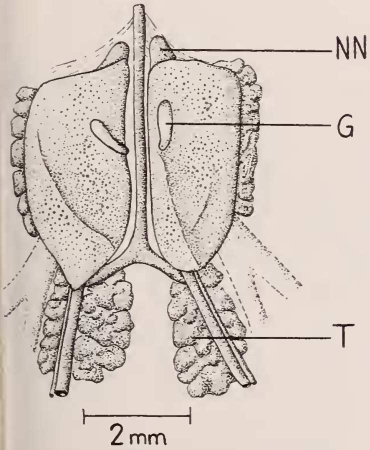


Abb. 3

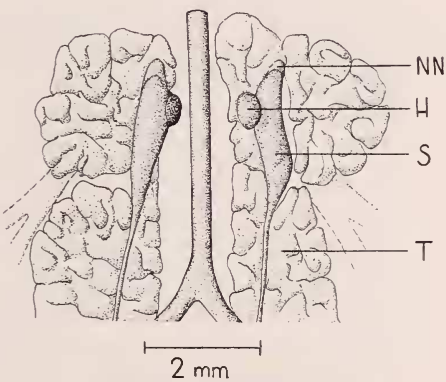


Abb. 4

Abb. 1—4.

Ventralansicht der Urnieren.

Abb. 1. — *1. Viertel der Brutzeit:* Beidseitig der Aorta (Ao) liegen die länglich geformten Urnieren. In der Mitte ihrer Längenausdehnung erkennt man die etwas heller gefärbte Gonadenanlage (G).

Abb. 2. — *2. Viertel der Brutzeit:* Die beiden spindelförmigen Urnieren tragen an ihrer Innenseite die körperlich sich nun schon gut von ihrer Unterlage abhebenden Gonaden (G); cranial von ihnen erkennt man die beiden Nebennieren (NN).

Abb. 3. — *3. Viertel der Brutzeit:* Lateral und caudal der nun eckig geformten Urniere tritt der Metanephros (T) hervor, dessen Loben deutlich erkennbar sind. — G = Gonade, NN = Nebenniere.

Abb. 4. — *Letztes Viertel der Brutzeit:* Die Urnieren (S) weisen hier wieder eine spindelförmige Gestalt auf, der stark gewachsene Metanephros (T) lässt die in ihrer Grösse ungefähr gleich gebliebenen Urnieren klein erscheinen. — H = Hoden, NN = Nebenniere.

Die Tabelle zeigt das mit der Grösse des Embryos übereinstimmende Nierenausmass bei allen Arten; schon im 2. Viertel drückt sich die verschiedene Grösse der Embryonen im KE aus, jedoch ist, verglichen mit dem Gewicht der Adultform, eine Verschiebung zu konstatieren. Das Adultgewicht beträgt beim Huhn je nach Rasse 1400-1800 g, für die Amsel gibt Niethammer (1937-1942) einen Mittelwert von 95 g an, Arn (1945) für den Alpensegler 90 g. Am Anfang der Entwicklung geht die Embryogrösse nicht parallel der Adultgrösse, die viel kleinere Amsel weist hier fast einen gleich grossen Embryo auf wie das Huhn und auch die Differenz zum Alpensegler ist grösser als beim erwachsenen Tier. Dieses Vorauseilen der Amsel steht im Zusammenhang mit ihrer kürzeren Brutzeit, d. h. schnelleren Entwicklung gegenüber Huhn und Alpensegler. — Im Gegensatz zum 1. Viertel, in welchem die Urnierenlänge 8/10—9/10 derjenigen von KE beträgt, erreicht sie hier bei der Amsel und dem Alpensegler nur noch die Hälfte, beim Huhn ist sie noch etwas grösser. Die Urniere ist bei allen Arten doppelt so lang als breit, während die Gonaden, die sich der Urnierengrösse anpassen, rund 1/4 so breit wie lang sind.

Drittes Viertel der Brutzeit.

Die Weiterentwicklung bis zum Höhepunkt, der ungefähr in der Mitte des 3. Viertels liegt, besteht in einer weiteren Volumenzunahme des Mesonephros, die sich aber mehr in dorso-ventraler Richtung hin auswirkt. Aus der bisherigen Spindelform wird eine eckige Urniere. Bei den verschiedenen Individuen und Arten treten oft die verschiedensten Formen zutage. Auch die Oberflächenstruktur ist nicht immer einheitlich. Die schwachen Querrinnen, die auch im 2. Viertel noch sichtbar waren, sind nun gänzlich verschwunden, dafür tritt oft eine wabenförmige Oberflächenstruktur auf, deren Ursprung nicht abgeklärt werden konnte. Was die Färbung anbelangt, so ist eine leichte Eindunklung zu konstatieren, die sich deutlich abheben kann gegen ihre helle Umgebung, wenn es sich um einen Embryo handelt, dessen Alter an der Grenze zwischen dem 3. und 4. Viertel liegt, was dann auf beginnende Abbauvorgänge schliessen lässt.

Die beiden Gonaden sind in ihrer Form und Lage nicht mehr so einheitlich wie früher. Obwohl immer noch die mediale Kante

der Urniere als Lage bevorzugt ist, so trifft man doch häufig Gonaden an, die quer über das ganze Organ ziehen.

Das 3. Viertel wird weiter charakterisiert duch das makroskopisch sichtbare Auftreten des Metanephros. In der Mitte des Viertels tritt er caudal vom Mesonephros, längs des starken Ureters in seiner typischen Oberflächenstruktur (deutliches Hervortreten von Loben und einzelnen Kanälchen) zutage, ebenso ist er sichtbar auf der äussersten Seite der Urniere.

Die Grösse des Mesonephros und der Gonaden veranschaulicht folgende Tabelle:

Art	Mesonephros-Länge	Mesonephros-Breite in Gonaden-Höhe	Gonaden-Länge Mittelwert von links u. rechts	Gonaden-Breite Mittelwert von links u. rechts	KE
Huhn (14. Tg.)	6.5 mm	2.8 mm	2.1 mm	0.8 mm	15.0 mm
Alpensegler (13. Tag)	2.5 mm	1.4 mm	1.6 mm	0.4 mm	9.0 mm
Amsel (9. Tg.)	2.9 mm	1.6 mm	1.5 mm	0.5 mm	10.5 mm

Die Rumpflänge KE der Amsel eilt, verglichen mit der Adultgrösse, immer noch den beiden anderen Arten voraus, jedoch sind die Unterschiede schon kleiner geworden. Das „Nachhinken“ des Huhnes drückt sich auch in der Urnierenlänge etwas aus, die erst hier die Hälfte von KE ausmacht, was für Amsel und Alpensegler schon im 2. Viertel der Fall war. Letztere zeigen nun eine 4 mal kürzere Urnierenlänge verglichen mit KE, was im starken Wachstum des Rumpfes seinen Grund hat. Die Breite ist wiederum nur halb so gross wie die Länge. Gonadenlänge und -Breite zeigen eine schwache Zunahme. — Bei Huhn und Alpensegler ist die Urniere noch ein wenig in die Länge und Breite gewachsen, während die Amsel schon eine Verkürzung aufweist.

Viertes Viertel der Brutzeit.

Der Uebergang zum 4. Viertel und dieses selbst ist charakterisiert durch die schnelle Weiterentwicklung und Differenzierung des Metanephros einerseits und dem beginnenden Umbau des Mesonephros zu den Gonadenanhängen anderseits; das Grössenverhältnis der beiden Nieren verschiebt sich also zu Gunsten der

definitiven. Die Urniere behält ihre Lage im Körper bei, ändert aber ihre Form ab; sie wird wieder spindelförmig-elliptisch und verjüngt sich caudal stark bis sie in den Urnierengang übergeht, der über den Metanephros hinweg längs des Ureters zur Kloake zieht. Die Urnieren weisen nun ungefähr dieselbe Grösse auf wie die Nebennieren, die an ihrem cranialen Ende anzutreffen sind. Die beiden Hoden und das linke Ovar (das rechte wird im Verlaufe des letzten Viertels zurückgebildet) behalten ihre ursprüngliche Lage bei, sind aber bedeutend gewachsen und schicken sich an, den oberen Teil der Urniere ganz zu überdecken.

Im letzten Viertel wurden folgende Werte ermittelt:

Art	Mesonephros-Länge	Mesonephros-Breite in Gonaden-Höhe	Gonaden-Länge Mittelwert von links u. rechts	Gonaden-Breite Mittelwert von links u. rechts	Metanephros-Länge	Metanephros-Breite	KE
Huhn (19. Tg.)	4.0 mm	1.9 mm	2.5 mm	1.0 mm	21.0 mm	6.4 mm	40.0 mm
Alpensegler (18. Tag)	2.2 mm	1.2 mm	1.9 mm	0.5 mm	6.3 mm	3.6 mm	18.5 mm
Amsel (12. Tag)	2.9 mm	1.2 mm	2.0 mm	0.9 mm	7.5 mm	2.5 mm	17.8 mm

Die Tabelle zeigt das starke Grössenwachstum der Embryonen, das sich in der Rumpflänge KE ausdrückt, die besonders beim Huhn zugenommen hat, sodass nun die relative Uebereinstimmung zur Adultgrösse schon deutlicher ist als im 3. Viertel. Der Alpensegler und die Amsel zeigen ungefähr dieselbe Embryonengrösse. — Die Urnieren haben sich verkleinert, das Verhältnis zu KE beträgt nun nur noch 1 : 10, aber wiederum ist es die starke Zunahme der Rumpflänge, die dieses Grössenverhältnis hervorbringt; denn das Kleinerwerden des Mesonephros ist nur ein geringes, bei der Amsel ist die Länge sogar die gleiche geblieben. — Die beiden Hoden und das linke Ovar sind gleichmässig weitergewachsen, sie sind aber bei der Amsel, auch schon im 2. und 3. Viertel, stets etwas grösser als beim Alpensegler, was wohl durch die kürzere Embryonal- und Juvenilzeit ersterer zu erklären ist. — Die Metanephros-Masse zeigen bei der Amsel und beim Alpensegler schon hier, wie später auch beim erwachsenen Tier, die kürzeren, dafür breiteren Nachnieren des Alpenseglers gegenüber den mehr länglich-schmalen der Amsel.

3. Der postembryonale Mesonephros

Kummerlöwe (1930) beschrieb die äussere Form der uns hier interessierenden Organe im weiblichen Geschlecht sehr ausführlich, sodass es sich erübrigt, näher darauf einzugehen, besonders da bei den Männchen dieselben Verhältnisse anzutreffen sind. Allgemein sei nur gesagt, dass sich die Umbildung zum Nebenhoden und Nebenovar in einer weiteren Grössenabnahme der früheren Urnieren äussert, dass die definitive Niere sich noch weiter vergrössert und ausdifferenziert und dass die Gonaden, je nach Geschlecht, sich weiter umbilden. Die beiden Hoden laufen in ihrer Entwicklung parallel, sie zeigen ungefähr dieselbe Grösse, während das rechte Ovar zurückgebildet wird und nur die linke Seite funktionstüchtig bleibt.

Beim nicht brünstigen Adulttier ist von den Gonadenanhängen makroskopisch nichts zu sehen, während bei einem brünstigen Männchen der Nebenhoden (wie auch der Hoden selbst) stark anschwillt und als ein länglich geformtes Gebilde sich darbietet.

Chappelier (1911) fand bei erwachsenen Fringilliden, sowohl im männlichen wie im weiblichen Geschlecht, deutliche Reste des Mesonephros, die sich makroskopisch in dem sogenannten „Delta" darboten, einem Dreieck, das von der Gonade caudalwärts zieht, um dann allmählich in den Urnierengang überzugehen; es wären dies also dieselben anatomischen Verhältnisse, wie sie bei den Jungvögeln noch deutlich ausgeprägt sind. Kummerlöwe bildet dieses Delta z. T. auch ab, jedoch nie in der Deutlichkeit und in dem Ausmasse wie dies Chappelier tut, oft ist es von den grossen Gonaden vollständig überdeckt.

Bei den von uns untersuchten erwachsenen Tieren konnte nur bei der Amsel eine schwache Andeutung des Deltas gesehen werden, bei allen andern Vertretern, z. T. auch schon bei Jungvögeln, waren die Urnierenreste nur zwischen dem Hoden, bezw. dem Ovar und der Niere eingeklemmt anzutreffen.

4. Zusammenfassung.

Die Urnierenform zeigt bei allen untersuchten Arten während der ganzen Brutzeit im Prinzip dieselben Verwandlungen.

Im 1. Viertel zeigt die Urniere eine längliche Gestalt, die sich

bis zur Mitte des 3. Viertels in eine gedrungenere Form abändert, wobei besonders in medio-lateraler und dorso-ventraler Richtung eine Grössenzunahme zu konstatieren ist. Das Organ erhält eckigere Formen, oft erscheint es als ein Rechteck, wobei die Ventralseite mehr flächenhaft gestaltet ist, während die Dorsalseite sich der Krümmung der Rückenwand anpasst und so mehr rundliche Formen aufweist. Im letzten Viertel der Brutzeit kehrt die Urniere wieder zu einer spindelförmigen Struktur zurück; sie verjüngt sich caudal stark und geht so allmählich in den Urnierengang über. Dasselbe Bild ist auch in der pe-Zeit zu sehen, nur dass die Urnierenreste von den grösser werdenden Gonaden immer mehr überdeckt werden. Beim Adulttier sind sie makroskopisch nur beim Brunsttier deutlich zu sehen, sie sind eingeklemmt zwischen Gonade und Nachniere.

Schon im 1. Viertel sind die Gonaden, allerdings noch schwach, ausgebildet. Sie liegen auf der medialen Seite der beiden Urnieren und zeigen eine längliche Form, die sie bis ins 3. Viertel beibehalten.

Der Metanephros zeigt sich makroskopisch zum ersten Mal im 3. Viertel der Brutzeit. Er tritt zuerst caudal, längs des starken Ureters, und auch seitlich der beiden Urnieren auf und zeigt ein schnelles Wachstum.

Während die Form der Ur- und Nachniere wie auch der Gonaden bei allen Arten dieselbe ist, so zeigen sich in ihrer Grösse Artunterschiede.

Um die relative Grösse der Nieren zu erfassen, wurde eine Rumpfmessung (KE) vorgenommen, die zugleich als ein Ausdruck der Embryogrösse aufgefasst werden darf. Am Anfang der Entwicklung zeigt KE bei allen Arten dieselbe Grösse wie auch die Urnieren selbst, die relativ sehr gross sind und ungefähr 9/10 der ganzen Körperhöhle in Anspruch nehmen in ihrer Längenausdehnung. Doch schon im 2. Viertel zeigen sich Verschiedenheiten jeweils verglichen mit der Adultgrösse weist das Huhn einen vie kleineren Embryo auf als z. B. die Amsel; letztere zeigt auch ver glichen mit dem Alpensegler ein relativ grösseres KE. Die Amse eilt also sowohl dem Huhn wie auch dem Alpensegler in der Em bryonengrösse voraus. Das gleiche Phänomen ist auch noch ir 3. Viertel zu konstatieren, nur dass die relativen Unterschied hier schon geringer sind: Amsel und Alpensegler weichen nur noc wenig in ihrer Rumpflänge voneinander ab, der Huhnembryo is

stark gewachsen und erreicht dann im 4. Viertel ein bedeutend grösseres KE als die beiden kleineren Arten.

Das „Nachhinken" des Huhnes drückt sich auch ein wenig in der Urnierenlänge aus, die erst im 3. Viertel die Hälfte von KE ausmacht, was für die Amsel und den Alpensegler schon im 2. Viertel der Fall war. Letztere zeigen hier eine schon 4 mal kürzere Urnierenlänge verglichen mit KE. — Das Grössenverhältnis verschiebt sich im 4. Viertel immer stärker zu Gunsten der Rumpflänge, die ungefähr das 8—10fache der Urnierenlänge ausmacht.

Das Vorauseilen der Amsel zeigt sich nicht nur in ihrer Rumpflänge, sondern auch in den Gonaden, die während der ganzen Brutzeit (ausgenommen im 1. Viertel) stets grössere Dimensionen aufweisen als diejenigen des Huhnes und des Alpenseglers.

Im Gegensatz zur histologischen Ausbildung, die sich bei allen Arten gleichmässig ihrer Brutdauer anpasst und keine relativen Abweichungen erkennen lässt, zeigt die makroskopisch erfassbare Grösse der Niere, besonders aber die Rumpflänge und die Gonaden eine ungleichmässige Zunahme innerhalb der verschiedenen Brutzeiten. Besonders deutlich ist das relative Vorauseilen des KE und der Gonadengrösse bei der Amsel. Wenn wir den Alpensegler als mittleren relativen Entwicklungsablauf nehmen, so konstatieren wir, dass KE und Gonadengrösse bei der Amsel vorauseilen, beim Huhn aber nachhinken.

II. HISTOLOGISCHER TEIL

1. Der Mesonephros auf seiner Funktionshöhe.

a) *Literaturübersicht.*

Die Arbeiten, die sich mit der feineren Histologie der Sauropsidenurniere befassen, sind nicht zahlreich, im Gegensatz zu denen, die den menschlichen Wolff'schen Körper oder denjenigen der Anamnier zum Untersuchungsobjekt haben. Genau und ziemlich erschöpfend untersucht ist seine Entwicklung; die Ergebnisse dieser Arbeiten sind von v. Mihalkovics (1885) und später von Felix (1906) zusammengefasst und kritisiert worden. Diese Untersuchungen brechen aber gewöhnlich dort ab, wo die ersten Urnieren-

kanälchen ausgebildet sind oder betrachten die darauffolgende Ausdifferenzierung und spätere Rückbildung höchstens noch grobhistologisch.

Der erste, der die Urniere der Vögel feinhistologisch wie auch messend untersuchte, war v. MIHALKOVICS (1885). Doch unterscheidet er, wie auch alle anderen späteren Autoren, im Nephron nur 3 Abschnitte: Glomerulus, Tubulus secretorius und Tubulus collectivus. LILLIE (1927), der dieselbe Nephroneinteilung übernimmt, erwähnt nur kurz, dass die Sammelkanäle (= Tubuli collectivi) im Gegensatz zu den gewundenen erkenntlich seien am schmäleren Epithel und engeren Lumen. FIRKET (1914, 1920), der die Abbau- und Umbauvorgänge der Vogelurniere genau untersuchte, gibt überhaupt keine Kanälcheneinteilung an; wahrscheinlich übernimmt er stillschweigend die Einteilung von WINIWARTER und SAINMONT (1909), die sich wieder auf NICOLAS (1891) stützen, der 3 Teile unterscheidet: segment glomérulaire, segment postglomérulaire und segment terminale, wobei der erste dem MALPIGHI'schen Körperchen, der zweite dem Tubulus secretorius und der dritte dem Tubulus collectivus entspricht. ERNST (1926) unterscheidet nur Tubulus secretorius und Tubulus collectivus. Auch im Handbuch von BOLK, GÖPPERT, etc. (1938) bringt VAN DER BROEK keine detailliertere Einteilung. — Einen ganz anderen Weg beschreitet KUMMERLÖWE (1930), der das Urnierennephron nach den von CHAPPELIER (1911) für die Nebenhodenkanälchen beschriebenen Abschnitten einteilen will. Dass dies vollkommen unmöglich ist, gibt KUMMERLÖWE selbst zu, da die Urnierenkanälchen während der Umbildung zum Nebenhoden sich stark verändern. Die embryonale Urniere und der fertig ausgebildete Nebenhoden zeigen keine histologische Uebereinstimmung mehr. Die einzigen, die das Urnierenkanälchen weiter unterteilt haben, sind LEWIS (1920), SHIKINAMI (1927) und KOZLIK u. ERBEN (1935) und zwar an der Urniere des Menschen, wo das Nephron noch einfacher gestaltet ist als bei den Vögeln. SHIKINAMI unterscheidet Glomerulus, Glomerulushals, Tubulus secretorius, Tubulus intermedius und Tubulus collectivus. KOZLIK und ERBEN übernehmen im grossen und ganzen die Einteilung LEWIS', der einen Abschnitt C U und Z unterscheidet. Sie versuchen diese Abschnitte weiter zu unterteilen, sodass wir schliesslich ein 5-teiliges Nephron vor uns haben.

b) *Eigene Beobachtungen.*

Durch Messungen und weitere Beobachtungen. auf die im 2. Kapitel näher eingegangen wird, konnte die Funktionshöhe der Urniere des Huhnes auf die Zeit zwischen den 10. und 15. Bruttag. die des Alpenseglers zwischen den 9. und 13. und die der Amsel zwischen den 7. und 11. Tag festgesetzt werden; sie fällt also bei allen in das 3. Viertel der Brutzeit (falls nichts anderes erwähnt

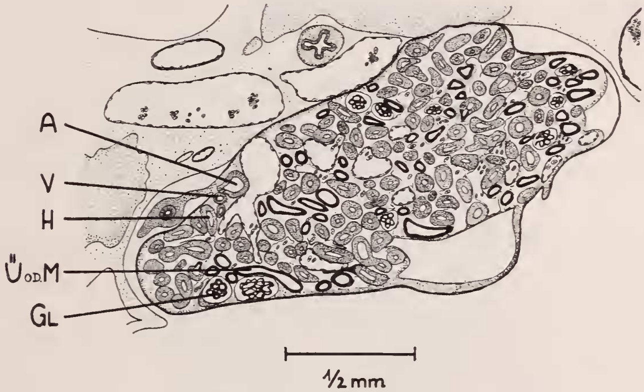


Abb. 5.

Urnierenquerschnitt, Mitte des 3. Viertels.

Halbschematisch. — Glomerulus: schwarz, Hauptstück: grau, Ueberleitungs- und Mittelstück: schwarz, Verbindungs stück und Ausfuhrgang: schraffiert. — GL = Glomerulus. H = Hauptstück. Ü = Ueberleitungsstück, M = Mittelstück, V = Verbindungsstück, A = Ausfuhrgang.

wird, verhalten sich die übrigen untersuchten Arten stets gleich wie der Vertreter ihrer Brutzeitdauer).

Ein prae- und postsexueller Abschnitt lässt sich in der Vogelniere nicht unterscheiden, das ganze Organ zeigt in seiner craniocaudalen Ausdehnung dieselbe Struktur. — Ein Querschnitt, bei schwacher Vergrösserung betrachtet, zeigt, dass die Glomeruli zerstreut im ganzen Mesonephros liegen. Im ersten und zweiten Viertel liegen sie noch auf der Innenseite in Gonadennähe. Neben dem Müller'schen Gang, am äussersten Rand gelegen. erkennt man den Urnierengang (Wolff'schen Gang), der sich bei oberflächlicher Betrachtung nur wenig von den umliegenden Kanälchen abhebt (Abb. 5). Die Niere weist einen kompakten Bau auf, die einzelnen Kanälchen liegen eng aneinander und lassen nur wenig Raum frei für die Verzweigungen der Blutgefässe. Das mesonephro-

gene Gewebe, das in jüngeren Stadien noch zwischen den Kanälchen anzutreffen ist, ist gänzlich aufgebraucht, d. h., dass alle Nephrone vorhanden sind und keine neuen mehr gebildet werden können. Der Mesonephros ist durch eine schwache bindegewebige Hülle von seiner Umgebung abgegrenzt, dorsal gegen den schon gut entwickelten Metanephros, ventral gegen die Leibeshöhle.

α) *Das Malpighi'sche Körperchen.*

Auffallend ist die enorme Grösse der Glomeruli; man kann, verglichen mit demjenigen des Metanephros, von einem Riesenglomerulus sprechen. Die Form ist rundlich, hie und da treten auch elliptische auf. Der mittlere Durchmesser beträgt beim Huhn 122 μ, beim Alpensegler 104 μ und bei der Amsel 108 μ. Die grössten Glomeruli findet man beim Huhn, die kleinsten beim Haussperling (72 μ).

Auch bei sehr guter Fixierung lässt sich immer ein Zwischenraum zwischen dem Glomerulus und der BOWMAN'schen Kapsel nachweisen. Letztere ist in diesem Brutzeitstadium mittelstark bindegewebig. Ihre Basalmembran ist nicht immer sichtbar, jedoch kann ihr Umschlag beim Gefässpol auf den Glomerulus bei einigen Individuen wieder deutlich gesehen werden.

Der Uebergang von der Kapsel ins Hauptstück ist immer ein unmittelbarer (wie im Metanephros fehlt auch hier der Halsabschnitt). Im Gegensatz zum Metanephros aber, wo wir 2 Gefässpole haben, die durch die Trennung der Eintritts- und Austrittsöffnung des Vas afferens, bezw. efferens zustande kommen, zeigt der Urnierenglomerulus nur 1 Gefässpol, der dem Harnpol gegenüber liegt. Es sind also die gleichen Verhältnisse anzutreffen wie in der Reptilien-oder Säugerniere.

Im Prinzip ist der Urnierenglomerulus gleich gebaut wie der der definitiven Niere (Abb. 6 und 7). Um eine zentrale kompakte Bindegewebsmasse legt sich das Kapillargefäss in Schlingen; die Lappung ist gering. Die Bindegewebsmasse ist relativ kleiner als im Metanephros-Glomerulus, die Kapillaren grösser. Am grössten sind sie bei Amsel, Star und Mönchsgrasmücke, kleine Kapillaren besitzt das Huhn, der Alpen- und Mauersegler; die der übrigen Arten können als mittelgross bezeichnet werden. Immer entgegengesetzt verhält sich die Grösse der Bindegewebsmasse, die bei der Amsel klein, beim Alpensegler aber gross und kompakt ist. Ihre

Kerne sind dicht gedrängt, klein und weisen verschiedene Formen auf. Sie enthalten viel Chromatinsubstanz. Die Bindegewebsmasse besteht aus Fibrocyten, die im frühen Stadium der Vascularisation

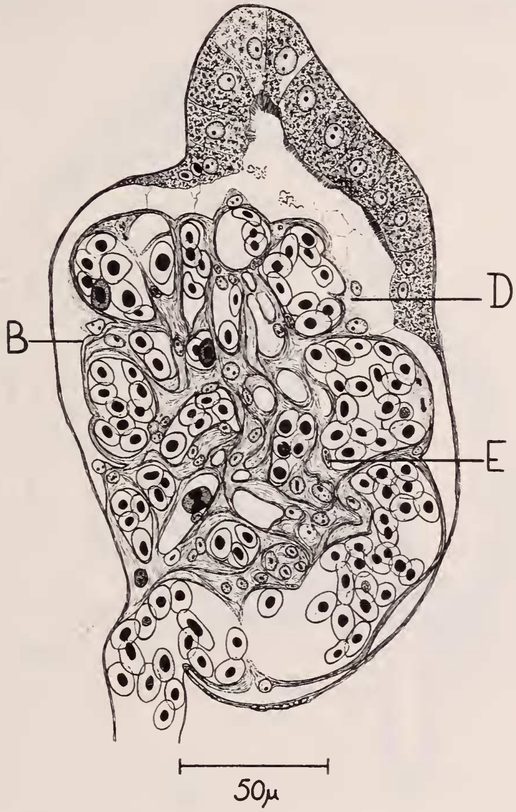


Abb. 6.
Malpighi'sches Körperchen der Amsel.
(Haematoxylin-Heidenhain-Eosin)

einwandern (Vilter 1935). An Hand von Untersuchungen an Reptilien glaubt Bargmann (1937), dass die Bindegewebsmasse der Vögel früher als Regulationsapparat diente, wie es noch heute bei den Fischen der Fall ist, wo die Kapillaren starke muskuläre Elemente enthalten (Bargmann 1937). Obwohl die Vogelurniere in ihrem Aufbau Anklänge an die Nieren niederer Tiergruppen (Amphibien, Reptilien) zeigt, konnten im Glomerulus nirgends

muskuläre Elemente festgestellt werden, wie sie BARGMANN noch beim Chamaeleon fand.

Der Feinbau der Kapillaren entspricht dem der definitiven Niere. Die stets deutliche Basalmembran erscheint optisch homogen. Eine Unterteilung in eine dicke und dünne Membran, wie sie

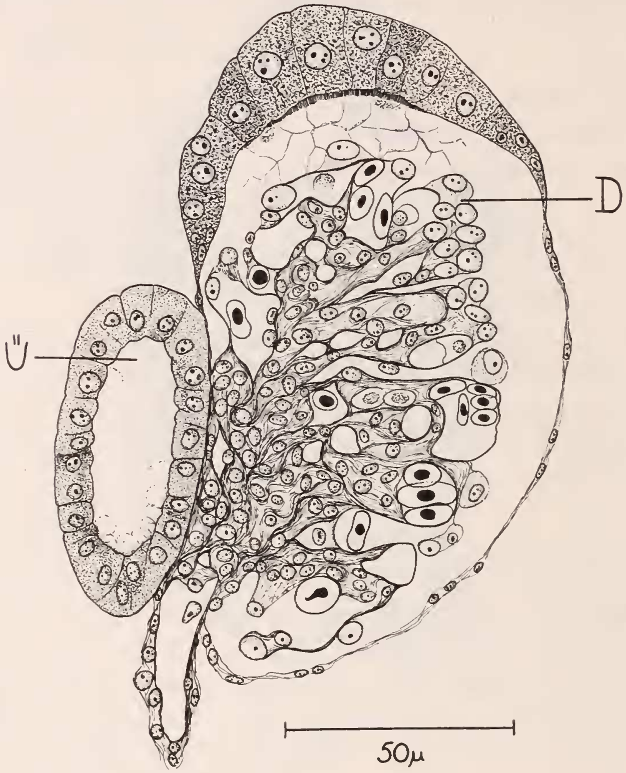


ABB. 7.
Malpighi'sches Körperchen des Huhnes.
(Haematoxylin-HEIDENHAIN-Säureorange G.).

BARGMANN (1936) beim Fischglomerulus und ZIMMERMANN (1929) beim menschlichen Glomerulus sahen, konnte nicht beobachtet werden. — Gegen das Kapillarlumen hin sitzt ihr das Endothel auf (Abb. 6, 8), dessen chromatinreiche Kerne eine längliche Form besitzen. Sie liegen in einer sehr hellen, nur schwach granulierten Plasmamasse, die oft sehr undeutlich ist. Die Kerne liegen weit auseinander und lange Strecken erscheinen oft ohne Endothelaus-

kleidung. Irgend eine Struktur im Cytoplasma konnte nicht beobachtet werden, auch wurden keine Zellgrenzen gesehen. Ein freies Endothel ohne Basalmembran (Li Koue Tchang 1923) wurde nie beobachtet.

Alle Beobachtungen scheinen darauf hinzudeuten, dass zwischen dem Urnierenglomerulus-Endothel und dem der Nachnierenglomeruli der Vögel und Säuger kein wesentlicher Unterschied besteht.

Ein viel umstrittenes Objekt sind die Glomerulus-Deckzellen (Pericyten), die beim Vogelurnieren-Glomerulus infolge seiner Grösse und seines lockeren Baues klar und deutlich hervortreten. Es handelt sich um einen protoplasmatischen, Kerne enthaltenden Ueberzug über sämtliche Kapillaren (ev. auch über das interglomeruläre Gewebe (Bensley 1930)). Er hängt mit dem Kapselepithel zusammen und schlägt am Gefässpol mit der Basalmembran zusammen auf den Glomerulus um.

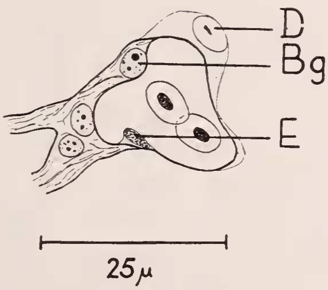


Abb. 8.

Querschnitt einer kleinen Kapillare. (Azan.)

Der Basalmembran sitzt gegen aussen die Deckzellenschicht (D) auf, gegen innen das Endothel (E = Endothelkern). Bg = Bindegewebskern.

Die meisten Deckzellenuntersuchungen wurden am menschlichen Glomerulus gemacht. Die Ergebnisse der einzelnen Autoren sind aber sehr verschieden. Folgende Fragen stehen immer im Mittelpunkt der Diskussionen: handelt es sich um ein syncytiales Gebilde oder nicht, ist die Deckzellenschicht zusammenhängend, welche Form haben die Zellen und sind plasmatische Strukturen nachweisbar ?

Untersuchungen über die Deckzellen bei T i e r e n sind gering vertreten, besonders was embryonales Material anbetrifft, wo uns nur 2 grössere Arbeiten und eine kleine Notiz im Handbuch Möllendorff's (1930) bekannt sind.

Bargmann (1933) untersuchte fetale Urnieren der Eidechse, Tandrek, Katze, Schwein und Mausmaki und stellt fest, dass sich hier, genau wie bei den funktionstüchtigen Glomeruli der bleibenden Nierenorgane, typische Deckzellen nachweisen lassen.

Derselbe (1937) wies auch an der definitiven Niere der Fische Deckzellen nach und sah hier auch Diplosomen im Deckzellenplasma

mit einer nach dem Kapselraum gerichteten Geissel. Deckzellendiplosomen wurden auch am Reptilienglomerulus (Bargmann 1937) und am menschlichen Glomerulus (Zimmermann 1929) beobachtet.

Bei sämtlichen untersuchten Vogel arten waren die Deckzellen deutlich zu erkennen (Abb. 8). Besonders auffallend ist der grosse runde Kern, der stets, infolge seiner Chromatinarmut, hell erscheint gegenüber den dunklen Bindegewebs- und Endothelkernen. Er liegt nahe der Basalmembran und wölbt sich samt einer Plasmamasse ins Kapsellumen vor. Im Kerninnern sind nebst den äusserst feinen Chromatingranula höchstens 2 kleine Nucleoli vorhanden. Besondere plasmatische Strukturen wurden nie beobachtet, das Protoplasma erscheint optisch oft homogen, oft ist es aber mit feinen Granula besetzt. Infolge der auffallenden Kernform und -Struktur sind die Deckzellen auch als solche zu erkennen, wenn die Basalmembran oder das Deckzellenplasma undeutlich oder gar unsichtbar sind. Sie sind rings um den ganzen Glomerulus angeordnet, folgen also streng den Kapillaren; auf dem interglomerulären Gewebe konnten sie nicht festgestellt werden. Zellgrenzen, Diplosomen und Geisseln wurden nie beobachtet.

Im grossen und ganzen darf gesagt werden, dass sich die Vogelurnierendeckzellen gleich verhalten wie diejenigen der definitiven Nieren der Säuger und Reptilien.

Die Erythrocyten (Abb. 6-8), die in früheren Stadien häufig die Zwischenräume zwischen den Kanälchen auffüllen, sind im 3. Viertel der Brutzeit mehr auf den Glomerulus konzentriert.

* * *

Durch histologisch gut unterscheidbare Strukturen konnte das Urnierenkanälchen in 4 Abschnitte unterteilt werden. Eine gewisse Schwierigkeit bereitete die Benennung derselben, da sie in ihrer Anordnung Aehnlichkeiten mit dem Amphibien- und Reptiliennephron, in ihrer histologischen Ausbildung aber mehr mit dem des Vogelmetanephros aufweisen. — Den schematischen Verlauf eines Kanälchens zeigt Abb. 9, die an Hand graphischer Rekonstruktionen und rein visueller Verfolgung des Kanälchens in Serienschnitten konstruiert wurde. Die visuelle Verfolgung eines einzelnen Kanälchens bereitet bei jungen Stadien bei einiger

Uebung keine Schwierigkeiten, da durch den lockeren Bau des Mesonephros die einzelnen Nephrone gut voneinander getrennt werden können. Es ist aber notwendig, ein Stadium auszuwählen, bei dem einerseits die Differenzierung in die einzelnen Abschnitte schon vorhanden ist, anderseits aber die Niere noch nicht zu

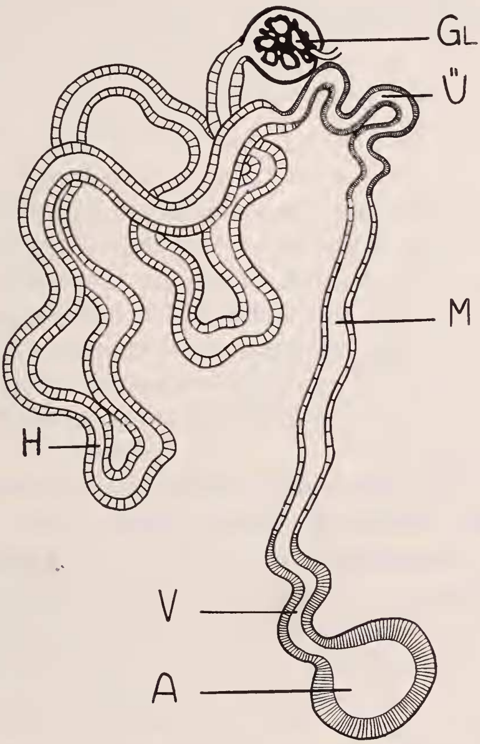


Abb. 9.

Schematischer Verlauf des Urnierenkanälchens.

GL = Glomerulus, H = Hauptstück, Ü = Ueberleitungsstück, M = Mittelstück, V = Verbindungsstück, A = Ausfuhrgang.

kompakt gebaut ist. Dieses Stadium kommt beim Huhn ungefähr auf den 8. e-Tag zu liegen.

Li Koue Tchang (1923) unterscheidet im Nachnierenkanälchen der Vögel 4 Abschnitte:

1. Hauptstück (segment à cuticule), das sich direkt an das Malpighi'sche Körperchen anschliesst.

2. Ueberleitungsstück (segment grêle), das Aehnlichkeiten mit dem dünnen Schleifenteil des Säugernephrons zeigt, indem es auch hier den absteigenden Teil einer Schleife bildet. Es kann fehlen, dann folgt auf das Hauptsück das

3. Mittelstück (segment à bâtonnets), das den aufsteigenden Teil der Schleife darstellt und an der BOWAN'schen Kapsel einen Haftpunkt aufweist. Das kurze

4. Verbindungsstück (segment excréteur) nimmt die Verbindung mit dem Ureter auf.

Histologisch zeigt das Urnierennephron mehr Aehnlichkeit mit der Vogelnachniere, in seinem Verlauf aber scheint es sich mehr an die Reptilien-, und Amphibienniere zu halten, wo das Ueberleitungsstück und das Mittelstück keine Schleife bildet. Auch ist es hier, wie in der Vogelurniere, das Ueberleitungsstück, das mit dem MALPIGHI'schen Körperchen zusammen haftet und nicht das Mittelstück wie in der Vogelnachniere, was wir als einen wichtigen Unterschied bewerten.

Auch im Mesonephros folgt auf das MALPIGHI'sche Körperchen direkt das Hauptstück, das ziemlich lang und im 3. Viertel der Brutzeit stark gewunden ist. In der Nähe des Körperchens wechselt das Epithel plötzlich und ein viel kürzerer Abschnitt, das Ueberleitungsstück, schliesst sich an, das stets vorhanden ist und an der Kapsel einen Haftpunkt aufweist. Das darauffolgende Mittelstück ist wieder länger und verläuft ziemlich gerade in der Richtung auf den Ausfuhrgang, um kurz vor der Einmündung in denselben noch in das Verbindungsstück überzugehen. Dieses ist kurz und nur wenig gewunden, in der histologischen Ausbildung gleicht es dem Urnierengang. Es tritt sehr spät auf, bei jungen Stadien mündet das Mittelstück direkt in den Ausfuhrgang. Beim Huhn ist es erst ungefähr vom 14. e-Tag an deutlich ausgeprägt, bei der Amsel vom 11. und beim Alpensegler vom 17. e-Tag an. Das Verbindungsstück scheint nur eine Weiterdifferenzierung des Ausfuhrganges zu sein, die vielleicht im Zusammenhang mit der bevorstehenden Umbildung zum Nebenhodenkanälchen zu verstehen ist (s. 4. Kapitel).

β Das Hauptstück.

Es zeigt bei allen Tierklassen eine histologisch hoch spezialisierte Struktur, die abzuklären das Ziel vieler Untersuchungen war. Hier seien nur die wichtigsten Resultate Li Koue Tchang's erwähnt, der den Metanephros der Vögel genau untersuchte (1923), sowie die für uns wichtigen Ergebnisse der Arbeiten über diesen Kanälchenabschnitt bei Mensch und Tier. Sämtliche Literatur, die sich mit dem histologischen Nachweis der Funktion befasst, ist weggelassen.

Li Koue Tchang betont, dass der Durchmesser des Hauptstückes je nach Art und der angewendeten Fixierung verschiedene Dimensionen aufweist; so misst er beim Hahn 50 μ (Bouin-Fix.), bei der Gans 46 μ (Formol-Fix.). Das Epithel hat beim Hahn eine Höhe von 15 μ, bei der Gans 12 μ. Der rundlich-elliptisch geformte Kern hat einen mittleren Durchmesser von 4 μ. Im Plasma unterscheidet Li Koue Tchang eine obere, lumenwärts gelegene und eine untere, basale, voluminösere Zone. Die Mitochondrien erscheinen im Vogelhauptstück als runde, unregelmässig angeordnete Körner, nicht stäbchenförmig wie bei den Säugern (Heidenhain'sche Stäbchen). Die Höhe des Bürstensaumes gibt er mit 3 μ an. Er ist stets deutlich und seine Struktur entspricht dem der Säuger. Gewöhnlich erscheint er homogen-massig, gestreift nur bei schlechter Fixierung und gewissen physiologisch bedingten Zuständen. Am Uebergang vom Hauptstück in den 4. Abschnitt (also bei Fehlen des Ueberleitungsstückes) entdeckte Li Koue Tchang einmal eine Geissel, die Insertionsstelle war aber undeutlich. Die Hauptstückzellen sitzen einer starken Basalmembran auf. Das typischste Merkmal des Hauptstückes ist ohne Zweifel der Bürstensaum, dessen Struktur und Bedeutung noch nicht abgeklärt ist. Ob der Saum sich lückenlos über das gesamte Epithel ausbreitet oder ob er bei gewissen funktionellen Zuständen Lücken aufweist, ist noch nicht endgültig abgeklärt. Ebenso ist es unsicher, ob er durch feine Härchen aufgebaut wird oder ob er eine homogene Masse darstellt. Umstritten sind auch die Knötchen, die an der Grenze des Bürstensaumes gegen das Cytoplasma oft sichtbar sind, die früher als Basalkörperchen der „Cilien" bezeichnet wurden.

Möllendorff (1930) glaubt, dass der Saum bei normaler Fixierung kontinuierlich ist und dass es sich um einen Porensaum

handle. Im Gegensatz dazu beschreibt Kosugi (1927) Zustände, wo deutliche Saumdurchbrüche (mit Ausstossung des sog. Granuloids in das Lumen) zu beobachten sind. Bürstensaumdurchbrüche sah auch Terbrüggen (1933). Krüger (1937) betont, dass der lückenlos zusammenhängende Saum nur ein Bild des Ruhestadiums sei. Bargmann (1937) und Brodersen (1931) beschreiben die Struktur wieder als typisch härchenartig. Eine ganz neue Erklärung bring Sjöstrand (1945/46), der die mit Altmann fixierten menschlichen Nieren fluorescenz-mikroskopisch untersuchte. Als charakteristische Elemente des Hauptstückes betrachtet er die basalen Stäbchen (Heidenhain'sche Stäbchen), den Bürstenbesatz und die im ultravioletten Licht aufleuchtenden Granula. Den Bürstensaum bezeichnet er in einer gewissen Partie des Hauptstückes als Porensaum, in den übrigen Teilen rechnet er ihn aber zum homogenen apikalen Zellteil. Er wäre also dann nicht ein aus Härchen bestehender Ueberzug, sondern eine Zytoplasmazone mit einer gewissen Orientierung submikroskopischer Strukturelemente. Bürstensaumdurchbrüche kommen vor, sie werden durch eine kleinere Anzahl von Zellen hervorgebracht, die sich oft erheblich ins Lumen vorwölben. Sjöstrand beschreibt auch Zustände, die der sog. Blasensekretion ähnlich sind.

Eigene Beobachtungen. — Der mittlere Durchmesser des Urnierenhauptstückes beträgt beim Huhn 45 μ, beim Alpensegler 40 μ und bei der Amsel 40 μ. Es macht sich also auch hier, wie im Metanephros, ein Artunterschied bemerkbar, jedoch sind die Abweichungen, die durch die verschiedenen Fixierungsarten zustande kommen, gering. Das Mesonephros-Hauptstück verhält sich auch anders in Bezug auf den Glomerulusdurchmesser, der in der definitiven Niere ungefähr derselbe ist wie der des Hauptstückes. Hier erreicht der Glomerulusdurchmesser das Dreifache des Durchmessers des zugehörigen Hauptstückes, was wiederum das Riesenausmass des Urnierenglomerulus bestätigt. — Dagegen zeigt das Epithel keinen wesentlichen Grössenunterschied zur Nachniere, es weist beim Huhn eine Höhe von 18 μ auf, beim Alpensegler und bei der Amsel 14 μ.

Kern und Bürstensaum weisen keine Artunterschiede auf, ersterer zeigt einen mittleren Durchmesser von 5 μ, die Höhe des Saumes variiert zwischen 2 μ und 4 μ. Gegenüber dem Metanephros zeigt also nur der Kern einen Grössenunterschied.

Zusammenfassend geht aus obigen Messungen hervor, dass Art-
ınterschiede nur in der Epithelhöhe und Lumengrösse vorhanden
ind, denn das histologische Bild ist bei Huhn. Alpensegler und
Amsel (wie auch bei den andern untersuchten Arten) dasselbe.
/erglichen mit der Nachniere fällt das bedeutend grössere Lumen
ler Urnierenhauptstücke auf.

Das kubische Epithel sitzt einer geradlinigen, stets gut sicht-
ɔaren Basalmembran auf (Abb. 10, auch 6, 7). Die gerade ver-

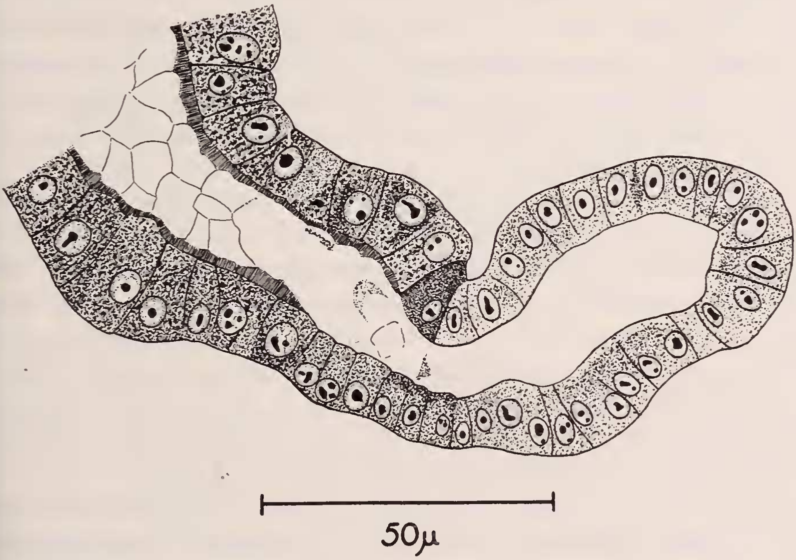


Abb. 10.
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.).

Abb. 10. — Uebergang des Hauptstückes (mit Bürstensaum und Wabenstruktur) in das heller granulierte Ueberleitungsstück.

laufenden Zellgrenzen sind bei guter Fixierung und Hämatoxylin-Heidenhain-Färbung deutlich, weniger klar und oft überhaupt unsichtbar sind sie bei der Mann'schen Färbung und bei Azan. Die Lumenmembran verläuft gerade, schwach vorgewölbte Zellen sind beim Alpensegler, der Flusseeschwalbe und dem Haussperling zu sehen; oft bietet sie sich als eine Aneinanderreihung von Körnchen dar, was der Serie der Basalkörperchen entsprechen würde; gut abgegrenzte Körnchen wurden aber nie beobachtet.

Der Kern liegt im Zentrum, nur beim Huhn ist er oftet was nach der basalen Seite gerückt. Er ist rund und enthält 1—3 Nucleoli.

Der für das Hauptstück typische Bürstensaum erscheint bei guter Fixierung massig und nur ganz undeutlich gestreift, auf keinen Fall härchenartig. Gegen das Lumen scheint er oft durch eine dünne membranartige Schicht abgegrenzt zu sein. Saumdurchbrüche kommen nur durch die Sekretionszellen zustande, die ihren Inhalt in Form einer Blase ins Lumen abgeben (Näheres s. 2. Kapitel).

Die Cytoplasmastruktur ist einfacher als bei den übrigen Tierklassen. Eine Einteilung in eine apikale und basale Zone ist bei Embryonen, die im 3. Viertel der Brutzeit stehen, nicht zu konstatieren. Gegen das Ende des 3. Viertels aber und besonders im letzten Viertel kann eine stark ausgeprägte supranucleäre Zone ausgeschieden werden; es ist dies aber schon ein Zeichen des beginnenden Abbaues.

Häufig ist die ganze Zelle einheitlich granuliert, die Granula zeigen die verschiedensten Formen, runde Körnchen, wie sie Li Koue Tchang für das Metanephros-Hauptstück erwähnt und abbildet sind nur bei Formol-Fixierung anzutreffen. Oft sind gewisse Zonen der Zelle dichter granuliert, bevorzugt ist der basale Teil. Immer ist die Granulierung gröber als diejenige der Zellen der folgenden Abschnitte. Hie und da zeigt sich eine allerdings undeutliche Streifung, was an die Heidenhain'schen Stäbchen erinnert (Abb. 10). Vakuolen wurden nie beobachtet.

Im Lumen ist stets eine Wabenstruktur anzutreffen. Sie beginnt schon am Harnpol und kann sogar schwach ausgebildet im Kapsellumen anzutreffen sein. Sie endet gewöhnlich beim Uebergang des Hauptstückes in das Ueberleitungsstück. Wesen und Ursprung dieses an vorspringenden Zacken des Saumes haftenden Netzes sind unklar. Zu einem Teil stammt es von den Blasen, die durch die Sekretzellen in das Lumen abgegeben werden, aber es ist auch dort immer anzutreffen, wo keine Blasensekretion zu beobachten ist. Bei schlechter Fixierung treten die Wabenränder stärker hervor.

γ Das Ueberleitungsstück.

Beim Metanephros der Vögel folgt auf das Hauptstück der Abschnitt III, segment grêle nach Li Koue Tchang, bei den Amphibien das Ueberleitungsstück. Li Koue Tchang vergleicht diesen Kanälchenteil mit dem dünnen Teil der Schleife der Säuger-

iere. Er betont aber, dass das Epithel eine grössere Höhe aufveise und nie endothelialen Charakter annehme. Der Kern, der ıur wenig in das Lumen vorgebuchtet ist, liegt im Zentrum der Zelle. Der ganze Abschnitt kann fehlen.

Obwohl der Abschnitt III des Urnierennephrons (Abb. 10, 11) n seiner histologischen Struktur mehr Aehnlichkeiten mit dem egment grêle der Nachniere aufweist als mit dem Ueberleitungstück der Amphibien, so scheint es doch, wenigstens entwicklungseschichtlich, mit letzterem homolog zu sein. Der Hauptgrund lieser Gleichsetzung liegt darin, dass beide einen Haftpunkt am Gefässpol des MALPIGHI'schen Körperchens aufweisen (Abb. 7), vomit eine entwicklungsgeschichtliche Grenze bezeichnet wird: ler nach dem Kontaktpunkt folgende Abschnitt ist ein Diffeenzierungsprodukt des Ausfuhrganges, während der Glomerulusvärts sich anschliessende Teil sich aus dem nephrogenen Gewebe ntwickelt hat (KOZLIK 1940). Im Vogelmetanephros ist dieser Kontaktpunkt auch nachzuweisen, jedoch ist es hier das Mittelstück (segment à bâtonnets), das am Gefässpol haftet und nicht las segment grêle.

Auch in der Urniere beobachtet man einen plötzlichen Uebergang vom Hauptstück in das Ueberleitungsstück. Der Uebergang kann so brüsk erfolgen, dass die eine Zelle noch Hauptstückcharakter aufweist, die folgende aber deutlich zum Abschnitt III zu rechnen ist. An der Uebergangsgrenze (dies gilt auch für die Uebergänge in die folgenden Abschnitte) ist oft eine dicht granuierte Zelle anzutreffen.

Der Durchmesser des Kanälchens verringert sich auf 32 μ, die Epithelhöhe beträgt beim Huhn und der Amsel durchschnittlich 10 μ, beim Alpensegler ist sie etwas grösser: 15 μ im Mittel. LI KOUE TCHANG gibt für das segment grêle einen Gesamtdurchmesser von 23 μ an.

Der mitten bis basal gelegene Kern hat eine rundlich-elliptische Form und einen mittleren Durchmesser von 6 μ. Die Anzahl der Nucleoli beträgt 1—3.

Im Gegensatz zu der endothelialen Epithelform des homologen Abschnittes der Säuger und der mehr oder weniger kubischen der Amphibien und Vögel (Metanephros) zeigt hier das Epithel cylinrische Form. Die Zellen sitzen einer deutlichen und gerade verıufenden Basalmembran auf und wölben sich lumenwärts vor.

Die Abgrenzung der einzelnen Zellen ist gewöhnlich sichtbar. Bemerkenswerte Einschlüsse sind im Plasma nicht zu beobachten, der ganze Zellleib erscheint fein granuliert. Die Zellkuppe ist beim Huhn und bei der Amsel schwächer granuliert im Gegensatz zu der des Alpenseglers, wo sie dunkler erscheint als die basale Zone. Beim Huhn ist das Ueberleitungsstück oft dichter granuliert als das Hauptstück, so dass es dunkler erscheint. — Das Lumen ist leer und hell; hie und da, besonders beim Huhn, beobachtet man

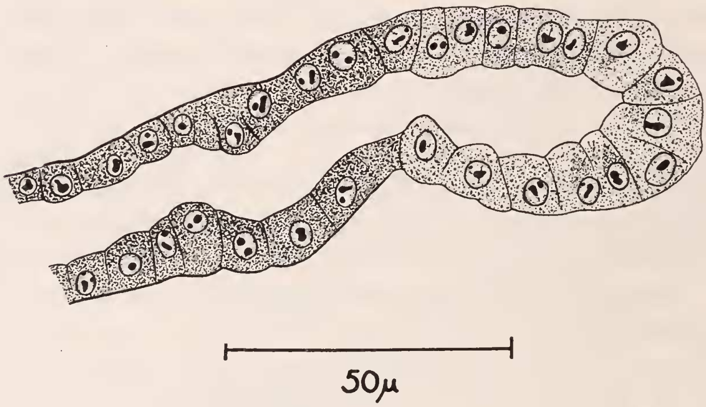


Abb. 11.
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.).
Uebergang vom Ueberleitungsstück ins niedrigere und dichter granulierte Mittelstück.

am Rande einige Blasen, die wenig Granula enthalten; die darunterliegenden Zellen zeigen jedoch keine Veränderung (Abb. 7).

δ *Das Mittelstück.*

Dieser Abschnitt ist sowohl in der Vogelnachniere wie bei den Amphibien charakterisiert durch die im Innern der Zelle liegenden Stäbchen (Heidenhain'sche Stäbchen). Li Koue Tchang gibt folgende Einzelheiten für diesen Abschnitt in der Vogelnachniere (segment à bâtonnets) bekannt: der Durchmesser, der sich proximal-distal verkleinert, beträgt im Mittel 30 μ, die Höhe des Epithels misst 7 μ. Die Zellen, die einer starken Basalmembran aufsitzen, sind schwer voneinander abzugrenzen, die Zellgrenzen sind unsichtbar. Die runden bis elliptisch geformten Kerne liegen lumenwärts (bei den Amphibien liegen sie mehr zentral). Der Abschnitt

veist einen Kontaktpunkt beim MALPIGHI'schen Körperchen uf.

In der Urniere ist der Uebergang vom Ueberleitungsstück zum Mittelstück normalerweise gut erkennbar (Abb. 11 und 12), wenn r auch weniger deutlich ist als derjenige vom Hauptstück ins Jeberleitungsstück. Eine Verringerung des äusseren Durchmessers m Verlauf des Abschnittes ist nicht zu beobachten, der Mittelwert beträgt 28 μ bei allen Arten. Das kubische Epithel, das einer tarken Basalmembran aufsitzt, weist eine Höhe von 8 μ auf.

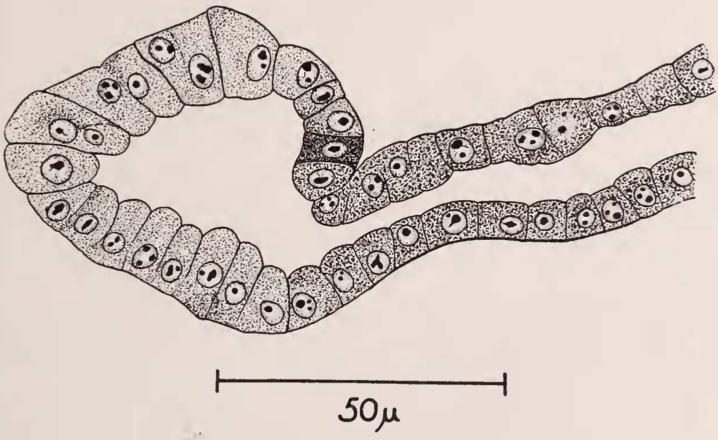


ABB. 12.

(Haematoxylin-HEIDENHAINSäureorange G.).

Uebergang vom Mittelstück ins höhere und weniger dicht granulierte Verbindungsstück. Man beachte die dicht granulierte Zelle an der Uebergangsstelle.

Gegen das Lumen sind die Zellen oft schwach vorgebuchtet, die Abgrenzung der einzelnen Zellen ist nicht immer sichtbar. Der rundliche Kern, der 1—2 Nucleoli enthält, liegt im Zentrum der Zelle. Stark lumenwärts verschobene Kerne, wie sie im Metanephros die Regel sind, sind selten anzutreffen. Oft ist dies ein Zeichen einer nicht ganz einwandfreien Fixierung. Der mittlere Kerndurchmesser beträgt 6 μ. Die Granulierung der Zelle ist wieder dichter als im Ueberleitungsstück, sie ist, sowohl was die einzelne Zelle wie auch das ganze Epithel anbetrifft, einheitlich. Stäbchen konnten nur bei FORMOL-Fixierung gesehen werden. — Wie im Ueberleitungsstück ist auch hier das Lumen frei von Einschlüssen. Einzelne Blasen sind zu beobachten, aber wiederum ohne dass das Epithel eine Veränderung zeigen würde.

ε *Das Verbindungsstück.*

Das Mittelstück führt, wie in der Nachniere, in das Verbindungsstück über (Abb. 12), das zum Ausfuhrsystem gehört. In der Urniere ist es sehr reduziert, kurz und wenig gewunden, auch tritt es spät auf. Im Prinzip weist es denselben Bau auf wie das der Nachniere (segment excréteur), für das Li Koue Tchang einen mittleren Durchmesser von 45 μ und eine mittlere Epithelhöhe von 17 μ angibt. Es findet also eine starke Vergrösserung des Gesamtdurchmessers wie auch des Epithels statt. Der Uebergang ist nicht scharf begrenzt. Die Basalmembran wie auch die Membranen, die die einzelnen Zellen voneinander abgrenzen, sind deutlich, erstere ist aber sehr dünn. Die Kernlage ist immer basal. Das Plasma kann als wenig dicht granuliert angegeben werden.

Auch in der Urniere vollzieht sich der Uebergang ins Verbindungsstück nur allmählich; das Epithel wird langsam höher (durchschnittliche Höhe 10 μ) und das Lumen erweitert sich (mittlerer Durchmesser des ganzen Kanälchenabschnittes 60 μ). Das cylindrische Epithel sitzt einer deutlichen Basalmembran auf; sämtliche Zellgrenzen sind gut erkennbar. Die Zellen sind schmal, wölben sich lumenwärts vor und enthalten basal den länglich geformten Kern (mittlerer Durchmesser 5 μ). Die einzelne Zelle wie auch das ganze Epithel ist gleichmässig granuliert. Gröbere Einschlüsse und Harnsäurekonkremente sind nicht vorhanden. Das Lumen ist stets leer.

ζ *Der Ausfuhrgang.*

Er zeigt erst im 3. Viertel der Brutzeit sein charakteristisches Aussehen: hohes cylindrisches Epithel mit sehr schmalen Zellen und stark basal gelegenen elliptischen Kernen. Die Zellen, die durch deutliche Membranen voneinander abgegrenzt sind, wölben sich ins Lumen vor. Das Plasma erscheint sehr hell und weist keine bemerkenswerte Einschlüsse auf. Der Unterschied zum Verbindungsstück besteht darin, dass das Epithel höher ist (durchschnittlich 20 μ), die Zellen noch schmaler und die Kerne dichter nebeneinander liegend. Das Lumen ist grösser. Das Epithel ist gleichmässig granuliert.

c) *Zusammenfassung der Beobachtungen über den Aufbau des Urnierennephrons.*

Das Urnierennephron der Vögel, das histologisch mit dem der Nachniere Aehnlichkeiten aufweist, in seinem Verlauf aber mehr an das der Amphibienniere erinnert, erreicht bei allen untersuchten Arten im 3. Viertel der Brutzeit seine höchste Ausbildung. Es besteht aus 6 histologisch genau abgrenzbaren Abschnitten:

1. Malpighi'sches Körperchen;
2. Hauptstück;
3. Ueberleitungsstück;
4. Mittelstück;
5. Verbindungsstück;
6. Ausfuhrgang (Urnierengang).

Der Glomerulus, der von einer dünnen bindegewebigen, mit einer Basalmembran versehenen Bowman'schen Kapsel umgeben wird, ist ungefähr 4 mal grösser als der der Nachniere. Es ist nur 1 Gefässpol vorhanden, der dem Harnpol opponiert ist. Die Bindegewebsmasse zeigt in ihrer Grösse Artunterschiede, ihre Kerne sind klein und chromatinreich. Die Kapillaren legen sich um die Bindegewebsmasse herum in Schlingen, bei einigen Arten können kleinere Kapillaren auch im Zentrum der Masse angetroffen werden. Einer deutlich ausgeprägten Basalmembran sitzt gegen innen das nur mit wenigen Kernen versehene Endothel auf. Es weist keine Zellgrenzen auf und scheint oft über weite Strecken zu fehlen; seine Kerne sind sehr chromatinreich. Die Deckzellen (Pericyten), die den Kapillaren kapselwärts aufsitzen, haben einen grossen runden, chromatinarmen Kern. Er liegt in einer optisch strukturlosen, keine Zellgrenzen aufweisenden Plasmaschicht.

Direkt am Harnopol beginnt das Hauptstück, das stark gewunden ist und ein kubisches Epithel aufweist. Die Zellen sind stets gut voneinander abgegrenzt. Es ist einfacher gebaut als das der Nachniere, die Höhe ist ungefähr dieselbe, dagegen weisen der runde Kern und das Lumen grössere Dimensionen auf. Die Zellen sind ärmer an Einschlüssen und lassen sich nicht in 2 Zonen unterteilen. Die Basalmembran ist deutlich. Der Bürstensaum ist hochdifferenziert, er ist im ganzen Hauptstück anzutreffen. Mit Li Koue Tchang gehen wir einig, wenn wir ihn bei einwandfreier

Fixierung als homogen erscheinend betrachten, nur mit einer schwachen, auf submikroskopischen Strukturen basierender Streifung versehen. Eine härchenartige Struktur ist nie zu sehen. Ob der Saum als der apikalste Teil des Zelleibes angesprochen werden darf, wie dies SJÖSTRAND proklamiert, kann hier nicht beurteilt werden. Eigentümlich ist nur, dass die Lumenmembran am Fuss des Bürstensaumes als die eigentliche Grenzlinie erscheint. An der Basis zeigt der Saum oft die in der Literatur als Basalkörperchen beschriebene Körnchenreihe. Im Lumen ist stets eine wabig-blasige Struktur vorhanden.

Der Uebergang zum gewundenen, aber bedeutend kürzeren Ueberleitungsstück ist deutlich; es haftet am Gefässpol und an der BOWMAN'schen Kapsel. In der histologischen Ausbildung weicht es vom entsprechenden Abschnitt der Nachniere ab: die mitten bis basal gelegenen, länglich geformten Kerne liegen sehr dicht gedrängt in seinem cylindrischen Epithel. Die Zellen sind untereinander gut abgegrenzt und wölben sich kuppenartig ins Lumen vor, was aber niemals, infolge der cylindrischen Form der Zellen, zu einer Aehnlichkeit mit dem Metanephros-Ueberleitungsstück führt oder gar mit dem dünnen Schleifenteil des Säugernephrons. Die Basalmembran ist deutlich. Die Granulation ist wenig dicht; das Lumen ist leer. — Ein Fehlen dieses Abschnittes wurde nie beobachtet.

Der Uebergang zum Mittelstück ist weniger deutlich infolge des nicht so starken Epithelwechsels, er ist aber bei genauer Betrachtung immer zu sehen. Das Mittelstück verläuft ziemlich gerade in Richtung auf den Ausfuhrgang, in den es in jüngeren Stadien, ohne noch in ein Verbindungsstück überzugehen, mündet. Auch dieser Abschnitt zeigt Unterschiede zum entsprechenden der Nachniere. Es weist ein kubisches Epithel auf, die Basalmembran ist stark. Die Lumenmembran verläuft ziemlich gerade; die Abgrenzung der einzelnen Zellen ist deutlich. Der rundliche Kern liegt mitten in der ziemlich dicht und einheitlich granulierten Zelle. Stäbchenartige Strukturen sind nur bei FORMOL-Fixierung anzutreffen. Das Lumen ist leer. Das Mittelstück zeigt keinen Haftpunkt am MALPIGHI'schen Körperchen.

Das Verbindungsstück der Urniere zeigt den gleichen Bau wie das der Nachniere, nur ist es bedeutend kürzer und zeigt keine bemerkenswerte Zelleinschlüsse. Das Lumen ist etwas

grösser, das Epithel aber niedriger. Es ist ein nur wenig dicht granuliertes Cylinderepithel, das einer deutlichen Basalmembran aufsitzt und sich gegen das Lumen kuppenartig vorwölbt. Der elliptisch geformte Kern liegt ganz basal. Das Lumen ist leer.

Der Ausfuhrgang zeigt im Prinzip denselben Bau wie das Verbindungsstück. Ein Unterschied besteht nur darin, dass das Epithel höher ist, die Zellen noch schmaler und die Kerne dichter gedrängt liegen. Das Lumen ist grösser und stets leer. Auch das gleichmässig granulierte Ausfuhrgangepithel weist keine gröberen Einschlüsse auf.

2. Zur Frage der Funktion des Mesonephros.

Von Anfang an waren wir bei unseren Untersuchungen darauf bedacht, die Urniere der Vögel auf ihre immer noch fragliche funktionelle Tätigkeit hin zu untersuchen. Obwohl der Nachweis eines physiologischen Vorganges auf ausschliesslich histologischer Basis immer widerlegt werden kann, so ist es doch möglich, bei vergleichender Betrachtung der histologischen Bilder auf Grund verschiedener Altersstadien, verschiedener Arten und Fixierungsbehandlungen einige Sicherheit über funktionelle Fragen zu erhalten.

Da der Vogelembryo, eingeschlossen in seinem Ei, ein für experimentelle Arbeiten schwer zugängliches Objekt ist, wurde bis heute wenig versucht, seine Urnierenfunktion nachzuweisen. Als Untersuchungsobjekt diente immer der Embryo des Huhnes, mit dem infolge seiner Grösse noch leicht zu arbeiten ist. Der Nachweis wurde mit Vitalfarbstoffen geliefert, die an verschiedenen Stellen des Eies wie auch in den Embryo selbst injiziert wurden. Wenn der Farbstoff vom embryonalen Blutkreislauf aufgenommen wird, lagert er sich später in Form von Granula in den glomerulusnahen Zellen des Hauptstückes ab. Die Ablagerung des Farbstoffes darf als Beweis einer Nierenfunktion angesehen werden (Möllendorff 1915/16, 1923).

Möllendorff u. a. arbeiteten hauptsächlich mit Amphibien, nicht um eine Funktion nachzuweisen, sondern um das Wesen der Nierenfunktion abzuklären. Schneider (1940), sich auf Möllendorff's Arbeiten stützend, wandte diese Methode auch für die Vögel an, indem er Hühnerembryonen verschiedenen Alters

Trypanblau in die Dottervene injizierte und an Hand der Farbstoffgranula-Ablagerung die Funktion der Urniere bewies. Den Funktionsbeginn setzt er auf den 5. e-Tag, leider gibt er kein Datum der Abtretung der Funktion an den Metanephros bekannt.

Schon vor SCHNEIDER konnte BAKOUNINE (1895) durch intravenös injiziertes Indigcarmin, das sie in den Kanälchen abgelagert wieder fand, die Urnierenfunktion beim Hühnchen vom 3.—16. e-Tag abgrenzen.

Auch HANAN (1927) und ATWELL und HANAN (1926), die Trypanblau von der Luftkammer des Eies zur Resorption bringen, finden eine Anfärbung der Urniere und auch eine Anfärbung der Allantoisflüssigkeit. ZARETZKI (1910) dagegen erhielt nur eine schwache Färbung der Allantoisflüssigkeit. Auch HURD (1928) erhielt nach Luftkammerinjektionen gefärbte Urnieren.

Fast alle andern Untersuchungen, die die Funktion zu beweisen versuchen, stützen sich auf rein histologische Tatsachen. Wenn die Ergebnisse dieser Arbeiten einander z. T. vollkommen widersprechen, so ist das nur die Folge der jeweils anderen Deutung der histologischen Struktur der Nierenepithelien, die sich je nach Fixierung stark verändern können.

Anfangs zweifelte wohl niemand an der Funktionstüchtigkeit der Urniere; v. MIHALKOVICS (1885) spricht immer von Funktion, er versucht sie ja auch abzugrenzen und glaubt an eine Abtretung der Nierentätigkeit an den Metanephros.

Doch schon WEBER (1897), der allerdings Säugerembryonen zum Untersuchungsobjekt hatte, zweifelt stark an einer funktionellen Tätigkeit. Er versucht die Funktion durch das erste Auftreten der Glomeruli einerseits und durch die histologisch erkennbaren Abbauerscheinungen anderseits abzugrenzen. Er macht aber die Feststellung, dass nur beim Schwein der Metanephros z. Zt. der Urnierenrückbildung so weit ausgebildet ist, dass er die Nierenfunktion übernehmen könnte. — Es ist allerdings zu beachten, dass die Säuger in ihrer Urnierenausbildung sich nicht so einheitlich darbieten wie die Vögel, da die Placenta die excretorische Funktion des Embryos teilweise übernehmen kann, was eine Reduktion der Urniere zur Folge hat. So gelangt BREMER (1916) an Hand von Untersuchungen an Placenta und Urniere zu einer Einteilung der Säuger in 2 Klassen: eine erste, die sich in der Urnierenausbildung gleich verhält wie die Sauropsiden, d. h., dass der Mesonephros so

lange tätig ist, bis der Metanephros imstande ist, die Funktion zu übernehmen und eine 2. Gruppe, bei welcher die Urniere früher zurückgebildet wird, worauf die Placenta die Funktion übernimmt. Koordiniert mit der Urnierenausbildung ist die der Allantois, die in der ersten Gruppe gross, in der zweiten aber klein und rückgebildet ist. PORTMANN (1938) kommt unter Berücksichtigung der Mesonephros-, Allantois- und Nabelblasengrösse zu einer Eutheriengliederung in 3 grosse Gruppen, die deutlich die Abhängigkeit der Allantoisgrösse von der Urnierengrösse zeigen. HINTZSCHE (1940) weist allerdings wieder darauf hin, dass regelmässige Beziehungen zwischen Placenta und Urniere nicht bestehen und dass eine beträchtliche Allantoisausbildung auch unabhängig von der Urnierengrösse und -Tätigkeit erfolgt. — Die Abhängigkeit der Allantoisausbildung von der Urnierenausbildung tritt wieder klar zu Tage bei den Vögeln: hier ist die Allantois stets hoch entwickelt und gross, ebenso zeigt die Urniere, wie weiter unten noch gezeigt wird, eine sehr hohe Differenzierung und eine sehr gleichmässige, auf die Brutzeit abgestimmte Entwicklung.

Schon früh wurde den im Hauptstück auftretenden „Sekretionsvorgängen" grosse Beachtung geschenkt, die man zuerst alle als richtige Sekretionsvorgänge deutete. SAUER (1895) wies dann aber nach, dass viele als Funktionszustände beschriebene Veränderungen im Nierenepithel als Artefakte aufzufassen sind. Leider wurde diese Arbeit von SAUER zu wenig beachtet und neuerdings künstlich entstandene Bildungen als Funktionszustände angesehen. MÖLLENDORFF (1930) machte dann wiederum auf die schwere Fixierbarkeit der Niere aufmerksam und hielt sämtliche „Sekretionserscheinungen" als Artefakte, musste aber später wieder gewisse Einschränkungen machen (1936). Auch andere Autoren (z. B. KOSUGI, 1927) beschrieben immer wieder sekretionsähnliche Bilder, die im Hauptstück, auch bei guter Fixierung, auftreten. Heute ist man wieder der Ansicht, dass sich im Hauptstück, neben resorptiver Tätigkeit, auch Sekretionsvorgänge abspielen (HÖBER 1947). Es ist aber schwer, Fixierungsartefakte und natürliche Epithelveränderungen auseinanderzuhalten.

Wie in der definitiven Niere, so ist auch im Mesonephros das Hauptstück der empfindlichste Teil was seine Fixierung anbelangt. Sehr empfindlich ist sein Plasma und der Bürstensaum, z. T. auch der Lumeninhalt. Der Kern dagegen zeigt keine grossen Veränder-

ungen, dasselbe trifft auch zu für den gesamten Glomerulus. Lange Zeit wurden Bürstensaumdurchbrüche (die durch die Sekretionszellen zustande kommen) als normale Erscheinung bewertet. Möllendorff (1930) jedoch u. a. m. betrachteten die Niere nur bei zusammenhängendem, lückenlos erscheinendem Saum als gut fixiert. Später gibt Möllendorff (1936), wie schon erwähnt, Sekretionserscheinungen zu und damit auch Bürstensaumdurchbrüche; er führt dies allerdings nicht weiter aus. Auch Brodersen (1931) und Terbrüggen (1933) erklären Saumdurchbrüche wieder als eine normale Erscheinung, ebenso widerlegt auch Sjöstrand (1944) die Kontinuität des Saumes.

Aus Gründen, die noch später erläutert werden sollen, betrachten auch wir Saumdurchbrüche als eine natürliche Erscheinung, die nicht als Fixierungsbildung zu betrachten ist. Im Gegensatz zu Brodersen (1931) und Bargmann (1936), die wiederum den Saum als von Härchen zusammengesetzt beschreiben, erachten wir jegliches Deutlichwerden von „Härchen“ als mangelhafte Fixierung. Verbunden damit ist oft ein starkes Hervortreten der Lumenmembran und der Verlust der äusserst fein strukturierten Abgrenzung des Saumen gegen das Lumen. Bei einwandfreier Behandlung erscheint der Bürstensaum kompakt, massig und zusammenhängend, nur durch die Sekretionszellen durchbrochen. Er weist höchstens eine schwache Parallelstreifung auf. — Ferner ist das Auftreten von grossen Vakuolen und das Verschwinden der Granula in der Hauptstückzelle als schlechte Fixierung zu bewerten. Das Wegfallen jeglicher Blasen- oder Wabenstrukturen (ersetzt durch das Auftreten grösserer, stark färbbarer Körner, die gewöhnlich im Zentrum liegen), das Austreten von Kernen und ganzen plasmatischen Teilen in das Lumen (abgesehen bei Abbauvorgängen) sind ebenfalls nicht als natürliche Erscheinungen zu bewerten. Kernaustritte sind besonders häufig im Mittelstück zu beobachten. — Beim Loslösen der Kanälchen von ihrer Bindegewebshülle handelt es sich um eine reine postmortale Erscheinung, die gewöhnlich durch Kernaustritte begleitet wird.

Obige Beobachtungen wurden am Mesonephros der Vögel gemacht; wie weit sie auch für andere Nieren Geltung haben, bleibe dahingestellt.

Die Urnieren- „Sekretzelle“.

Die nur im Hauptstück auftretende, als Sekretzelle bezeichnete Zellform, ist ab Mitte des 2. Viertels der Brutzeit bei sämtlichen untersuchten Arten zu sehen. Ihre Anzahl nimmt gegen die Mitte des 3. Viertels zu, um dann wieder kleiner zu werden. Im letzten

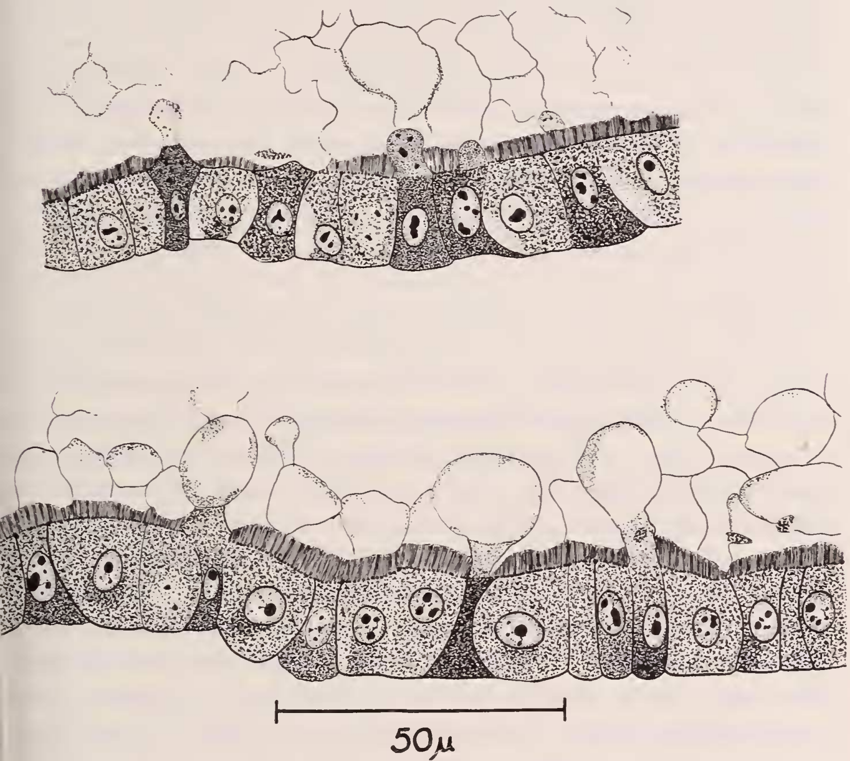


ABB. 13.
Hauptstückepithel mit Sekretzellen in verschiedenen Stadien.
(Haematoxylin-HEIDENHAIN-Säureorange G.)

Viertel ist sie nicht mehr anzutreffen. Am häufigsten kommt sie bei der Amsel vor, wo ihre Anzahl am 8./9. e-Tag ein Maximum erreicht (Abb. 13). Schon bei Betrachtung eines Nierenschnittes mit schwacher Vergrösserung fallen einem die in verschiedenen Abständen im Epithel des Hauptstückes aufeinanderfolgenden dunkleren Zellen auf. Sie heben sich deutlich von den helleren Nachbarzellen ab. Am deutlichsten sind sie bei Hämatoxylin-

färbung mit einer Nachbehandlung in Säureorange G, jedoch treten sie auch bei der Azan- und MANN'schen Färbung immer deutlich hervor. Sie sind stets schmäler, cylindrischer als die umgebenden Zellen und besitzen ein kleineres Volumen. Die Granulation ist dichter und äusserst fein, oft erscheint die Zelle durch einen vollkommen homogenen Stoff angefüllt zu sein. Wohl infolge dieser sehr dichten cytoplasmatischen Struktur ist der Kern undeutlich bis unsichtbar, oft erkennt man nur noch die 2—3 grösseren Nucleolen, die sich vom feiner granulierten Grund abheben. Die seitlichen Zellmembranen sind konvex gebogen, sie scheinen durch die beiden Nachbarzellen eingedrückt zu sein. Letztere zeigen im Gegensatz zu den Sekretzellen ein vergrössertes Lumen und somit ein heller erscheinendes Plasma; paradox dazu ist aber das Undeutlichwerden ihres Kernes, auch hier sind oft nur noch die Nucleolen erkennbar und selbst diese können verschwinden. Die der Sekretzelle anliegende Plasmazone ist oft völlig granulafrei.

Lumenwärts durchbricht die Zelle unter Ausstossung von Blasen den Bürstensaum. Es sind verschiedene Blasenformen und -Grössen zu beobachten, die wohl als zeitlich verschiedene Stadien zu deuten sind: zuerst wölbt sich die Zelle nur wenig vor. Der lumenwärts liegende Teil, der sich später zur Blase erweitert, ist heller als der basal gelegene Zelleib, der gröber granuliert ist. Diese erste Ausstülpung vergrössert sich und gibt gegen das Lumen eine an Grösse ständig zunehmende Blase ab. Sie erscheint hell und weist nur am Rand einige wenige Granula auf. Mit einem dichter granulierten Stiel steht sie in Verbindung mit der Zelle. Die Blase macht sich später frei und bleibt im Lumen neben anderen Blasen liegen, was zu einer wabigen Struktur führen kann. An den Rändern liegen immer noch die Granula. Ob der Stiel sich wieder retrahiert und die Zelle sich wieder zum Ausgangsstadium zurückbilden kann, ist unsicher, da das Anfangsstadium und das Endstadium das gleiche Bild zeigen und deshalb nicht unterschieden werden können.

Die geschilderten Verhältnisse zeigen Aehnlichkeit mit der schon lange bekannten sog. Blasensekretion oder bläschenförmigen Sekretion. Hier im Mesonephros scheint sie sich aber etwas komplizierter abzuspielen. Es handelt sich nicht nur um das Austreten einer mit Flüssigkeit gefüllten Blase, sondern um einen Vorgang, bei dem auch die Nachbarzellen eine gewisse Rolle spielen oder

in den sie wenigstens passiv einbezogen werden. Nachdem man die Blasensekretion eine zeitlang als reiner Fixierungsartefakt betrachtete, rechnet man sie heute wieder zu den auch im lebenden Objekt vorkommenden Erscheinungen. BARGMANN (1936) hat sie am lebenden Objekt beobachten können (Fischniere).

Soviel auch über die Blasensekretion diskutiert wurde, so ist sie doch nur wenig genau beschrieben und abgebildet worden. Die umfassendste Arbeit stammt von NICOLAS (1891), dem Säugerembryonen als Untersuchungsobjekt dienten. Bei ihm ist sicher ein Teil der als Sekretion beschriebenen Zustände auf eine mangelhafte Fixierung zurückzuführen. Er unterscheidet 2 Sekretionstypen, die sich durch die Grösse der ausgestossenen Blasen unterscheiden. Beide Typen findet er eigenartigerweise auch im Tubulus collectivus (segment collecteur), was eher wieder als ein Fixierungsartefakt zu deuten ist, besonders auch deshalb, weil er grosse Vakuolen innerhalb der Zelle abbildet. Neben verschiedenen Sekretionsbildern beschreibt NICOLAS auch Zustände, die denen des Mesonephros der Vögel gleichen: dicht granulierte Sekretzellen, die eine grosse, Granula enthaltende Blase ausscheiden. Die Nebenzellen jedoch zeigen keine Veränderungen.

Neben NICOLAS beschrieben auch RANVIER (1886-88), VAN DER STRICHT (1891, 1892), DISSE (1893) und FIRKET (1914, 1920) Sekretionsvorgänge. Aber auch sie unterscheiden sich von denjenigen im Mesonephros, besonders da DISSE betont, dass die Sekretzelle ihr Volumen unter Aufhellung vergrössere und dass die Zellkuppen sich nach Entleerung ihres Inhaltes wieder zurückziehen und sich verkleinern. Auch FIRKET's Sekretionsbilder und -Beschreibungen haben nur wenig Aehnlichkeit mit unseren Beobachtungen.

Ob es sich bei den Blasenausstossungen der Hauptstückzellen um eine wirkliche Sekretion handelt, bleibe dahingestellt. Jedenfalls führen wir das Auftreten der Sekretzellen nicht auf eine mangelhafte Fixierung zurück. MÖLLENDORFF (1936) beobachtete echte Sekretionsvorgänge in der Hippocampusniere; er gibt hier auch zu, dass auch bei guter Fixierung Blasenausstossungen zu sehen sind. Er betrachtet diesen Vorgang aber nur als eine Reinigung der Hauptstückzellen, nicht als einen Sekretionsvorgang. Er glaubt auch, dass es sich bei dem von KOSUGI (1927) beschriebenen sog. Granuloid um etwas Besonderes handle, das von der

Blasensekretion wie auch von den echten Sekretionsvorgängen zu trennen sei. KOSUGI behauptet, dass die Hauptstückzellen bei guter Fixierung verschiedene Grössen aufweisen, indem sie ständig Glomerulusfiltrat aufnehmen und wieder abgeben. Es handelt sich um Quellungs- und Entquellungsvorgänge, wobei ein „Granuloid" unter Mithilfe der Nachbarzellen ins Lumen abgegeben wird. Auch SJÖSTRAND (1945/46) konnte granuloidähnliche Bildungen beobachten.

Sicher ist, dass die im Mesonephros der Vögel auftretenden Sekretzellen keine Granuloidzellen sind. Eigenartig ist nur die Uebereinstimmung, dass auch bei der Granuloidausstossung die Nachbarzellen mithelfen. Es ist möglich, dass es sich auch in der Urniere um Quellungs- und Entquellungsvorgänge handelt.

Die Sekretzellen treten bei jeder Fixierung in der gleichen Form und der gleichen Anzahl auf. Sie sind auch stets sowohl am Rand wie auch im Innern des Organes gleich stark vertreten. Wären sie künstliche Bildungen, so wären Unterschiede je nach Fixierungsart und nach der Lage im Organ zu konstatieren, da der äussere Rand der Niere der fixierenden Flüssigkeit eher und stärker ausgesetzt ist. Auch das gesamthistologische Bild des Metanephros ist normal.

Auch die Theorie von ERNST (1926) hat, wenigstens was die Vögel anbetrifft, keine Geltung. Er glaubt, dass die Blasenbildungen im Hauptstück der Urniere das erste Zeichen ihres Abbaues wären. Schon KOZLIK und ERBEN (1935) aber konnten an der menschlichen Urniere nachweisen, dass die Blasen kein Degenerationsprodukt sind.

Auch nach unseren eigenen Beobachtungen kann es sich bei der blasenförmigen Sekretion nicht um ein Abbauphänomen handeln; im Gegenteil, wir betrachten sie als Zeichen funktioneller Aktivität. Die blasenausstossenden Sekretzellen treten schon zu einer Zeit auf (Huhn: 8. e-Tag, Alpensegler: 8. e-Tag, Amsel: 5. e-Tag), wo nicht einmal die einzelnen Nephronabschnitte sich fertig differenziert haben und der Glomerulus noch lange nicht sein grösstes Volumen erreicht hat. Auch sind sie während des Abbaues (4. Viertel der Brutzeit) nie mehr anzutreffen. ERNST, der erklärt, die Blasen erschienen im Zeitpunkt der Sprossung der ersten Nachnierenkanälchen (was auch ungefähr stimmt), erachtet wohl letzteres als Beginn der Rückbildung der Urniere, was aber bei den Vögeln sicher nicht zutrifft.

Es treten allerdings zu Beginn des Abbaues Blasen in einzelnen Kanälchen auf, und zwar gewöhnlich in grosser Menge. Sie liegen längs der Innenwand des Kanälchenepithels, sodass man von einem Blasen r i n g sprechen kann. Es sind auch bei guter Fixierung blasenartige Gebilde in den anderen Abschnitten des Nephrons zu sehen (Ueberleitungs- und Mittelstück, weniger im Verbindungsstück, Abb. 7). Es ist möglich, dass es des öftern diese Blasen waren, wenn von einer blasenförmigen Sekretion die Rede war. Sie sind aber unseres Erachtens scharf zu trennen von den beschriebenen Bildungen im Hauptstück. Bei den letzteren kann man stets nachweisen, dass die Blase ihren Urprung von einer spezifisch strukturierten Zelle nimmt und mit ihr am Anfang durch einen Stiel in Verbindung steht. Bei den in den anderen Abschnitten auftretenden Blasen ist eine Verbindung mit dem Epithel nie zu sehen, obwohl man auch hier annehmen muss, dass sie von ihm ausgestossen wurden. Die unter der Blase liegende Zelle zeigt auch nie irgendwelche Veränderungen gegenüber ihren Nachbarzellen, auch sind die Blasen kleiner und enthalten selten Granula. Möglich ist es, dass diese Blasen durch die Reizwirkung der Fixierungsflüssigkeit aus dem Epithel ausgepresst wurden. — Den Blasenring, der während der Abbauvorgänge auftritt, erachten wir wieder als eine natürliche Bildung, aus dem Grunde, weil er nur bei ganz wenigen Kanälchen auftritt und nicht bei jedem Individuum. Auch zeigen Kanälchen, die dem Blasenringkanal direkt anliegen, keine Veränderungen. Als Fixierungsartefakt müsste er bei allen gleichstrukturierten Gebilden in der gleichen Intensität auftreten.

Durch die Farbstoffinjektionsversuche wurde die Funktionstüchtigkeit der Urniere des Huhnes bewiesen. Wir stellten uns die Aufgabe, die Niere auf ihre Tätigkeit hin histologisch genauer zu betrachten und weitere Arten in die Untersuchung einzubeziehen, um die Funktionsdauer im Verhältnis der jeweiligen Brutdauer genauer zu betrachten. Auch war es fraglich, ob sich vom Huhn systematisch wie oekologisch stark abweichende Arten in Bezug auf die Urnierenausbildung und ihre Funktionstüchtigkeit gleich verhalten. Es zeigte sich dann, dass der Mesonephros bei den verschiedensten Arten dieselbe Struktur aufweist und dass die Funktionszeit sich der Brutdauer anpasst.

Neben den Vitalfarbstoff-Injektionen lassen noch andere Beobachtungen auf eine Funktionstüchtigkeit schliessen:

Schon die Unterteilung des Nephrons in verschiedene, stets gut abgegrenzte Abschnitte, die bei allen Arten auftreten und die grosse Aehnlichkeit mit denjenigen funktionstüchtiger Nieren zeigen, macht eine Funktionslosigkeit des Urnierennephrons unglaubhaft. — Der Glomerulus mit seinen grossen mit Blutzellen gefüllten Kapillaren, die ein deutliches Endothel und eine Deckzellenschicht aufweisen, zeigt in seiner histologischen Differenzierung gegenüber demjenigen der funktionstüchtigen Nieren keinen Unterschied. Auch Bargmann (1933), der die Urnierenglomeruli bei Säugern untersuchte, betont, dass „das Vorhandensein der pericytären Deckzellen auf den Glomerulusschlingen des fetalen Mesonephros ein neues Beispiel darstellt für die hohe morphologische Differenzierung des Urnierennephrons, die sich mit der Annahme einer Funktionslosigkeit der fetalen Urniere schlecht in Einklang bringen lässt."

Auch das Glomerulus-Volumen, das eine stetige Zunahme bis zum Höhepunkt und ein darauffolgendes Absinken zeigt, ist ein Beweis für die genau geregelten Aufbau- und Abbauvorgänge, die sich in der Urniere abspielen. Bei einem nur rudimentär, als Folge seiner phylogenetischen Vorgeschichte angelegten Organes wäre dies kaum zu beobachten. Andere Messungen und Auszählungen stimmen im Prinzip mit der Volumenkurve überein.

Die bei allen Arten vorgenommenen Glomerulusvolumenmessungen wurden auf folgende Art ermittelt: mit Hilfe eines Messoculares wurden von jedem Individuum bei stets gleicher Vergrösserung 2 Durchmesser von ungefähr 25 ausgewählten Glomeruli gemessen. Es wurde darauf geachtet, möglichst in jeder Region der Niere Messungen auszuführen. Von den beiden Durchmessern, die infolge der kugelähnlichen Gestalt des Glomerulus nicht viel differierten, wurde ein Mittelwert errechnet. Da die Form des Glomerulus einer Kugel ähnlich ist und seine Lappung im Gegensatz zu anderen Tierformen sehr gering ist, kann sein Volumen leicht ermittelt werden.

Abb. 14 gibt den Verlauf der Volumenkurve der 3 genauer untersuchten Arten wieder. Alle 3 zeigen eine starke Zunahme von den ersten Tagen der Entwicklung (wo das Volumen bei allen ungefähr dasselbe ist) bis zu einem Höhepunkt, der beim Huhn mit 16'000 Einheiten auf den 11., beim Alpensegler und bei der Amsel mit ungefähr 9000 Einheiten zwischen den 11. und 15., bezw. auf

den 8. e-Tag fällt. Die in der Kurve auftretenden Unregelmässigkeiten sind auf individuelle Schwankungen zurückzuführen. Der Höhepunkt fällt bei allen 3 Arten auf den Anfang des 3. Viertels der Brutzeit. Die übrigen, hier nicht eingezeichneten Arten verhalten sich analog. Den grössten Wert erreicht das Huhn, den kleinsten der Haussperling (3500 Einheiten). — Die anschliessende Volumenverminderung geht rapid vonstatten bei den Vertretern mit kurzer Brutdauer. Das langsame Absinken der Kurve nach dem Schlupftag beim Huhn ist durch das länger dauernde Uebrig-

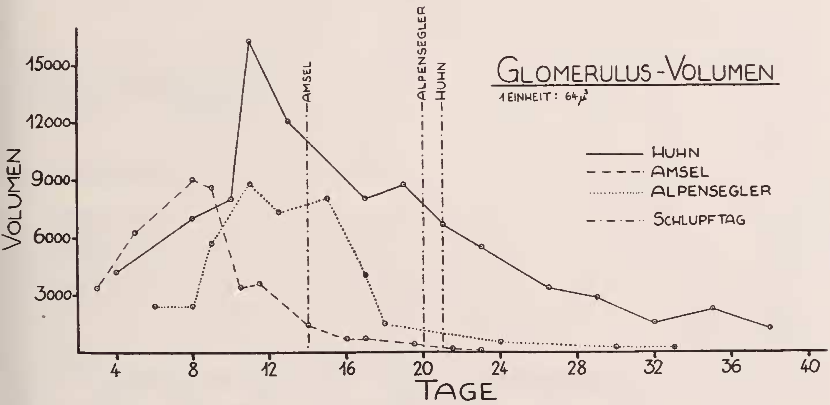


ABB. 14.

Glomerulusvolumen von Huhn, Alpensegler und Amsel.

bleiben der Bindegewebskerne der früheren Glomeruli zu erklären. Der pe-Glomerulus besteht nur noch aus einer Bindegewebskugel; die Volumenverringerung ist hauptsächlich auf die Schrumpfung der Kapillaren zurückzuführen.

Zur Auszählung der Glomeruli werden verschiedene Methoden angewendet, die aber alle gewisse Mängel aufweisen. Die genaue Zahl kann nicht ermittelt werden, es handelt sich immer nur um Annäherungswerte. Es war bei unseren Untersuchungen auch weniger wichtig, die genaue Zahl der Glomeruli zu erhalten, als vielmehr Vergleichswerte zu ermitteln. Die Kurve (Abb. 15) zeigt die Glomeruluszahl einer Niere. Da grössenmässig nur eine geringe, histologisch überhaupt keine Rechts-Links-Verschiedenheit zu konstatieren war (während der Embryonalzeit !), spielte es keine Rolle, welche Seite ausgezählt wurde, besonders da ja von vorne-

herein mit grossen Fehlern gerechnet werden musste. Die Unregelmässigkeiten, besonders auch das Ansteigen der Kruve des Huhnes nech dem Schlüpftag, sind auf individuelle Schwankungen zurückzuführen. Bei der Auszählung wurde die bekannte Schnittdicke durch den mittleren Glomerulusdurchmesser dividiert, das Ergebnis bezeichnete jeden auszuzählenden Schnitt, was durch die ganze Schnittserie hindurch ausgeführt wurde.

Die Kurve zeigt wiederum die absolute Uebereinstimmung der Werte bei allen Arten in den ersten e-Tagen, alle weisen eine Glo-

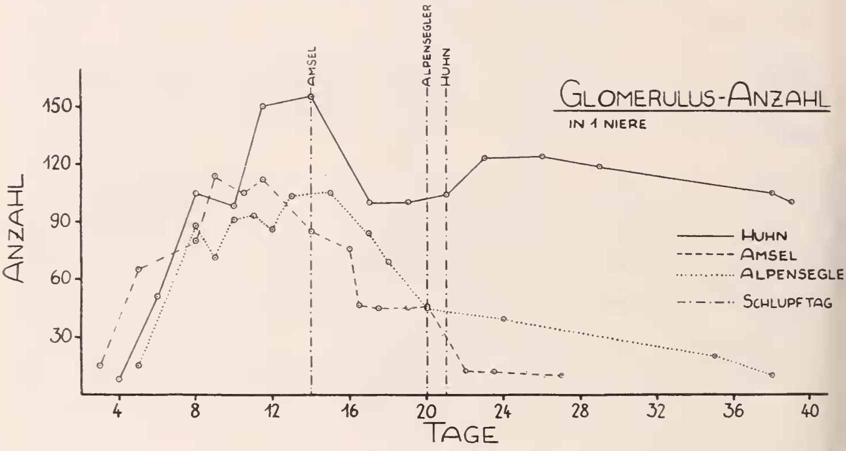


Abb. 15.

Glomerulusanzahl von Huhn, Alpensegler und Amsel.

merulusanzahl von 10—15 auf. Ein starkes Ansteigen bis zu einem Höhepunkt. der beim Huhn wiederum im 3. Viertel liegt (allerdings mit einer kleinen Verschiebung gegen den Schlüpfmoment hin), ist auch hier zu beobachten. Auch beim Alpensegler und bei der Amsel liegt das Maximum wieder im gleichen Viertel wie bei der Volumenkurve, doch ist es auch hier ein wenig verschoben. Der Maximalwert beträgt beim Huhn 155, beim Alpensegler 105 und be der Amsel 115. Die Verminderung der Anzahl geht nicht so schnel vonstatten wie die Abnahme des Volumens, was begreiflich ist, da der Abbau eines so grossen Gebildes einige Zeit für sich beansprucht — In der Postembryonalzeit wurden nur diejenigen Glomerul gezählt. die noch deutlich als solche sichtbar waren und von eine Kapsel umgeben waren. Abgekapselte, undeutliche Bindegewebs

kugeln wurden nicht gezählt. Bei der Amsel sind ungefähr am 30. Tag (= 16. pe-Tag), beim Alpensegler am 40. Tag (= 20. pe-Tag) keine Glomerulusreste mehr vorhanden. Beim Huhn lassen sie sich bis zum 49. Tag (= 28. pe-Tag) nachweisen.

Die kleine Anzahl der Glomeruli in der Vogelurniere wird kompensiert durch ihre Grösse. Wenn man das Glomerulusvolumen als einen Ausdruck der Funktionsintensität wertet, so zeigt sich, dass zur Zeit der Abgabe der Funktion in beiden Nieren ungefähr das gleiche Funktionspotential vorliegt. Die Multiplikation der Glomerulusanzahl mit seinem Volumen (in 1 Niere) ergibt z. B. bei der Amsel (10./11. e-Tag) einen Wert von rund 400'000 Einheiten in der Urniere, während die Nachniere rund 300'000 Einheiten aufzuweisen hat. (Es ist zu beachten, dass in diesem Zeitpunkt erst ein kleiner Teil der Nachnierenglomeruli ausgebildet ist; am 10. e-Tag z. B. erst etwa 1000, das adulte Tier weist ungefähr 70'000 Glomeruli in einer Niere auf). Da bei Glomerulusauszählungen, besonders in der Nachniere, mit grossen Fehlern gerechnet werden muss, sind obige Zahlen mit Vorsicht aufzufassen. Eigentümlich ist es aber gleichwohl, dass die Urniere bei mehreren Arten im 3. Viertel der Brutzeit stets eine etwas grössere Einheitenzahl aufzuweisen hat als die Nachniere. Im letzten Viertel verschiebt sich das Verhältnis dann allerdings stark zu Gunsten der definitiven Niere. Wenn obige Zahlen richtig sind, müsste man also z. Zt. der Funktionsübergabe für eine kurze Zeitspanne mit einer etwas schwächeren Nierentätigkeit rechnen, die dann allerdings sofort durch das schnelle Wachstum der Nachniere wieder aufgeholt würde (vgl. auch die Wägungen von SCHMALHAUSEN 1927).

Eine Uebereinstimmung mit der Glomerulusvolumen und -Anzahl-Kurve ergibt auch die Messung der Hauptstückepithelhöhe. Auch hier beobachten wir eine Zunahme bis ins 3. Viertel und ein darauffolgendes Absinken. Die grösste Höhe wird beim Huhn zwischen dem 12. und 14. e-Tag erreicht, beim Alpensegler am 12. e-Tag und bei der Amsel zwischen dem 8. und 11. e-Tag. Die übrigen Kanälchenabschnitte zeigen keine Epithelveränderungen im Verlauf der Brutzeit; auch die Kerngrösse sämtlicher Abschnitte bleibt sich sozusagen immer gleich.

Neben der Grössenveränderung des Hauptstückepithels ist auch eine Strukturveränderung zu sehen, die sich im Auftreten und

Verschwinden der schon erwähnten Sekretzellen äusserst. Auch sic zeigen eine Zunahme vom 2. bis zum 3. Viertel, um dann plötzlicl zu verschwinden.

Es seien hier noch die Wägungen des Mesonephros, die Schmalhausen (1927) ausgeführt hat, erwähnt. Er konstatiert beim Huhr eine starke Gewichtszunahme des Mesonephros in den erster Tagen, die ihren Abschluss am 15. e-Tag erreicht mit einem Gewicht von 0.0180 g; in den folgenden 3 Tagen sinkt es auf 0.0085 g Am Schlüpftag wiegt die Urniere nur noch 0.0055 g. Der Metanephros, der auch eine prozentual starke Gewichtszunahme in der ersten Tagen zeigt, erreicht am 15. e-Tag ein Gewicht von 0.032 g auf den 16. e-Tag hin ist eine Zunahme von 94% zu beobachten die später wieder auf 11—24% absinkt. Am Schlüpftag wiegt e 0.130 g.

Interessant ist die plötzliche, starke Zunahme des Metanephrosgewichtes, zu einem Zeitpunkt, wo die Gewichtskurve des Mesonephros eine rückläufige Bewegung einschlägt. Man denkt hier ar eine Uebernahme der Funktion durch die Nachniere, die dies mi einer sofortigen Vergrösserung ihrer Masse kompensieren muss. E ist jedoch anzunehmen, wie dies schon v. Mihalkovics glaubte, das die beiden Nieren eine zeitlang nebeneinander funktionieren. Diese Ansicht wird auch gestützt durch die chemischen Analysen der Allantoisflüssigkeit (Needham 1931), die zeigen, dass die Harnsäuremengen vom 4./5. e-Tag an bis zum Schlüpftag gleichmässig zunimmt; die Uebergabe der Nierenfunktion vom Mesonephros ar den Metanephros macht sich also nicht bemerkbar, es besteht ei fliessender Uebergang. Nur Fridericia (1912) beobachtete ei Absinken der Harnsäuremenge nach dem 17. e-Tag, welches Datum ungefähr zusammenfällt mit dem beginnenden Abbau der Urnier Es scheint sich hier aber um fehlerhafte Analysen zu handel (Needham). Vor dem 4./5. e-Tag ist die Harnsäureproduktion seh gering, es sind andere Stoffe, die zu Beginn der Brutzeit in de Allantois angetroffen werden, wie z. B. Harnstoff und Kreatinin.

Die Abgabe der Funktion an den Metanephros ist bei de Vögeln möglich, denn die Geschwindigkeit seiner Entwicklun scheint auf diese Uebergabe abgestimmt zu sein: im 1. Viert ist vom Metanephros sozusagen noch nichts zu sehen; man konst tiert höchstens eine schwache Verdichtung der Gewebe, wo spät der Ureter erscheint. Im 2. Viertel sind die ersten Kanälchen, neb

Ureter, vorhanden. Sie weisen z. T. schon ein Lumen auf. Im 3. Viertel ist das Zentrum der Nachniere fertig ausgebildet, verschiedene Kanälchenabschnitte sind erkennbar und die Glomeruli sind ausdifferenziert. Die Peripherie dagegen enthält noch viel nephrogenes Gewebe, die Kanälchen sind erst in Bildung begriffen. Im Zeitpunkt dieser Ausbildung scheint der Metanephros eine teilweise Funktion übernehmen zu können; es ist dies zugleich die Zeit, wo die ersten Abbauerscheinungen sichtbar werden im Mesonephros. Im 4. Viertel ist das nephrogene Gewebe vollständig aufgebraucht; der Mesonephros ist stark in Rückbildung begriffen und übt sicher keine Nierenfunktion mehr aus.

Die hohe Differenzierung des Nephrons, die Koordination der Zu- und Abnahme des Volumens und der Anzahl der Glomeruli wie auch der Hauptstückepithelhöhe und die auf den Mesonephros abgestimmte Entwicklung des Metanephros, nebst den experimentellen Ergebnissen von Bakounine, Atwell und Hanan, Hurd und Schneider lassen eine Funktionslosigkeit der Vogelurniere kaum mehr möglich erscheinen. Fraglich ist nur noch die genaue zeitliche Abgrenzung der Funktion. Besonders schwer ist ihr Beginn festzustellen: Bakounine setzt ihn auf den 3. e-Tag, Atwell und Hanan auf den 4. e-Tag, Schneider auf den 5. e-Tag. Auch Hurd konnte vor dem 5. e-Tag keine Farbstoffspeicherung feststellen (alle Daten beziehen sich auf das Huhn). Nach vorliegenden Untersuchungen ist er beim Huhn auf den 6. e-Tag, beim Alpensegler ungefähr auf den 7. und bei der Amsel auf den 5. e-Tag festzusetzen, allgemein also auf den Beginn des 2. Viertels der Brutzeit; dies gilt auch für die übrigen untersuchten Arten. Diesen Zeitpunkt bestimmen wir hauptsächlich anhand der Differenzierung des Glomerulus und des Hauptstückes. Der Glomerulus weist hier schon eine deutliche Basalmembran auf mit ebenfalls gut sichtbarem Epithel und Deckzellen, die Kapillaren sind gross und enthalten viele Blutzellen. Das Hauptstück enthält alle seine charakteristischen Elemente und weist zum ersten mal Sekretzellen auf. — Ob der Mesonephros am 3. e-Tag schon funktioniert, wie dies Bakounine glaubt, ist sehr fraglich; zu diesem Zeitpunkt sind noch nicht alle Kanälchen fertig ausgebildet und die schon vorhandenen sind wenig differenziert.

Die deutlichen Abbauvorgänge lassen das Funktionsende etwas genauer bestimmen. Die ersten erkennbaren Rückbildungserschei-

nungen sind das Kleinerwerden des Glomerulusvolumens und das Verschwinden der Sekretzellen. — BAKOUNINE setzt das Funktionsende auf den 16. e-Tag, v. MIHALKOVICS auf den 16./17. e-Tag, ATWELL und HANAN auf den 18./19. e-Tag, SCHNEIDER macht keine Angaben. Nach unseren Beobachtungen und Messungen ist ungefähr der 15. e-Tag beim Huhn, ungefähr der 16. beim Alpensegler und der 15. e-Tag bei der Amsel das Datum der Uebergabe der Funktion an den Metanephros. Es fällt beim Huhn also zusammen mit dem plötzlichen Grösserwerden der Nachniere und dem Absinken des Gewichtes der Urniere, wie es SCHMALHAUSEN angibt. Die Zeit der intensiven Funktion ist kurz. Sie fällt beim Huhn zwischen den 10. und 15. e-Tag, beim Alpensegler zwischen den 9. und 13. e-Tag und bei der Amsel zwischen den 7. und 10. e-Tag: das Funktionsmaximum liegt also bei allen im 3. Viertel der Brutzeit.

3. DIE DIFFERENZIERUNG DES MESONEPHROS VOM 4. E-TAG AN BIS ZU SEINER FUNKTIONSHÖHE.

a) *Das erste Viertel der Brutzeit.*

In diesem Zeitpunkt finden sich bei allen Arten die ersten Kanälchen im cranialen Teil des Mesonephros in Verbindung mit dem Urnierengang.

Die Urniere ist durch die Aorta und das Coelom begrenzt, in das sie sich nur wenig vorwölbt. Der relativ grosse Glomerulus (mittlerer Durchmesser beim Huhn 80 μ, beim Alpensegler 68 μ und bei der Amsel 75 μ) und das kurze Kanälchen sind von 3—4 grossen Bluträumen umgeben. Der Urnierengang liegt dorsal; das an ihn angrenzende Epithel der Urnierenwand ist hier verdickt. Es ist dies der Ort, wo sich später der MÜLLER'sche Gang herausdifferenziert. Der Glomerulus ist gewöhnlich am ventralen Pol der Urniere anzutreffen, in der Nachbarschaft der Aorta gelegen, mit der auch sein Gefässpol in Verbindung steht. Der Harnpol liegt dem Gefässpol gegenüber. Das Kanälchen ist 2-teilig, auf den Glomerulus folgt der Tubulus secretorius, der vom Tubulus collectivus abgelöst wird. Die Bezeichnung „Hauptstück" darf hier noch nicht angewendet werden, da dessen Charakteristika noch fehlen.

α) *Das Malpighi'sche Körperchen.*

Die Bowman'sche Kapsel besteht aus dünnen Bindegewebsfasern, die sich mit Azan rötlich anfärben, dazwischen eingestreut finden sich einzelne Bindegewebskerne.

Der Glomerulus, der schon seine rundlich-elliptische Form aufweist, wird hauptsächlich aus embryonalem Bindegewebe aufgebaut, in dem eine grössere Anzahl rundlicher Kerne liegen. Genau abgegrenzte Kapillaren sind noch nicht ausgebildet, die grossen, mit körnigem Plasma versehenen Blutzellen liegen zerstreut im Bindegewebe. Am Rand des Glomerulus sind allerdings einige Lücken im Gewebe sichtbar, die sich zu Kapillaren entwickeln. Basalmembran und Endothel sind noch nicht vorhanden; Andeutungen davon sind beim Huhn zum ersten Mal am 4. Tag, beim Alpensegler am 5. Tag zu beobachten. Am Rand treten grössere runde Kerne auf, die oft chromatinarm sind und die sich zu den Deckzellen entwickeln.

β) *Tubulus secretorius.*

Es ist derjenige Kanälchenabschnitt, der sich später zum Hauptstück entwickelt. Er nimmt ungefähr die erste Hälfte des ganzen Kanälchens ein und unterscheidet sich nur wenig von dem folgenden Tubulus collectivus. Die elliptisch geformten Kerne liegen basal, dicht gedrängt in dem hohen Epithel. Mitosen sind im ganzen Kanälchenabschnitt häufig anzutreffen. Die Zellmembranen sind nur z. T. sichtbar; gegen das Lumen wölbt sich die Zelle oft etwas vor. Die Granulierung ist einheitlich dicht, dichter als im Tubulus collectivus. Ein Bürstensaum ist noch nicht vorhanden. Das Lumen ist leer.

γ) *Tubulus collectivus.*

Dieser Abschnitt umfasst die 2. Hälfte des Kanälchens. Der Ausfuhrgang (Urnierengang), in den er mündet, zeigt histologisch dieselbe Struktur.

Im Gegensatz zum Tubulus secretorius liegen die hier rundlichen Kerne im Zentrum der Zelle. Mitosen sind seltener anzutreffen. Das einheitlich aber heller granulierte Epithel ist niedriger und hat mehr kubischen Charakter. In Bezug auf die Zellmembranen sind dieselben Verhältnisse anzutreffen wie im Tubulus secretorius. Das Lumen ist stets leer.

b) *Das zweite Viertel der Brutzeit.*

Das 2. Viertel ist charakterisiert durch die Differenzierung des Nephrons in seine Abschnitte. Das Verbindungsstück fehlt zwar noch und der Ausfuhrgang weist noch nicht seine typische Epithelform auf, die andern Abschnitte jedoch sind deutlich erkennbar und können gut voneinander abgegrenzt werden. Der Gesamtbau der Urniere ist noch ein lockerer, zwischen den Kanälchen befinden sich noch grosse Bluträume und Bindegewebe. Das Organ wölbt sich schon ziemlich massig in das Coelom vor, von dem es auf 3 Seiten begrenzt wird. Am Dorsalrand findet sich embryonales Gewebe, das sich zu Metanephroskanälchen unwandelt. Die Glomeruli sind bedeutend zahlreicher als im 1. Viertel, gewöhnlich liegen sie reihenartig in Gonadennähe.

α) *Das Malpighi'sche Körperchen.*

Sowohl die Kapsel wie auch der Glomerulus zeigen feinhistologisch die gleiche Struktur wie im 3. Viertel. Sämtliche Bestandteile, wie Bindegewebskern, Kapillaren mit Basalmembran, Endothel und Deckzellen sind vorhanden und gut ausgebildet. Sein Bau ist aber lockerer und sein Durchmesser geringer als im 3. Viertel (mittlerer Durchmesser beim Huhn 96 μ, beim Alpensegler 70 μ und bei der Amsel 92 μ). Das lockere Bindegewebe färbt sich mit Azan stark blau an, seine Kerne liegen noch nicht so dicht gedrängt. Die Kapillaren sind gross, enthalten aber noch wenig Blutzellen, die nun nicht mehr ein so grobkörniges Plasma aufweisen wie im 1. Viertel.

β) *Das Hauptstück.*

Obwohl alle charakteristischen Elemente schon vorhanden sind, so zeigt es doch noch einige primitive Züge, die gegen das Ende des 2. Viertels verschwinden: die Kerne liegen noch basal, die Zellen zeigen noch einheitlichere Form und einheitlichere Granulierung. Der Bürstensaum ist zwar vorhanden, aber er ist noch niedrig. Basal- und Lumenmembran sind deutlich, jedoch sind die seitlichen Zellmembranen oft unsichtbar. Das Lumen zeigt schon starke Waben mit Granulaeinlagerungen, auch Sekretzellen mit Blasenausstossungen sind zu beobachten.

γ) *Das Ueberleitungsstück und das Mittelstück.*

Da diese beiden Kanälchenabschnitte, die gut voneinander trennbar sind, dieselbe histologische Struktur aufweisen wie die entsprechenden im 3. Viertel, erübrigt sich hier eine weitere Beschreibung. Zu sagen ist nur, dass noch Mitosen anzutreffen sind und dass die Zellmembranen z. T. undeutlich oder gar unsichtbar sind. Die Kerne enthalten oft noch grosse Nucleolen.

δ) *Der Ausfuhrgang (Urnierengang).*

Bis ungefähr zur Mitte des 2. Viertels ist zwischen Mittelstück und Ausfuhrgang kein Unterschied vorhanden. Gegen Ende desselben Viertels beginnen sich die Zellen aufzuhellen, die Kerne rücken basalwärts. Diese Umbildung beginnt an der dem Müllerschen Gang zugewendeten Wand, die gegenüberliegende Seite zeigt oft eine Verringerung der Epithelhöhe. Später erhält dann das ganze Ausfuhrgangepithel cylindrischen Charakter.

4. Der Abbau des Mesonephros und seine Umbildung zum Nebenhoden und Nebenovar.

a) *Literaturübersicht.*

Der Mesonephros wird nach Abgabe seiner Nierenfunktion durch komplizierte Umänderungen zum Nebenhoden oder zum Nebenovar umgebaut.

Ueber den Abbau der Urniere sind nur wenige Untersuchungen gemacht worden, deren Ergebnisse nicht immer übereinstimmen. Verschiedene Autoren versuchten, im Zusammenhang mit dem Funktionsnachweis, den Zeitpunkt des beginnenden Abbaues zu bestimmen. Wie es uns scheint, sind es jedoch nur wenige Angaben, die sich auf eigene Untersuchungen stützen.

Der erste, der einen genauen Zeitpunkt angibt, ist v. Mihalkovics (1885); er glaubt, dass die Rückbildung beim Huhn am 8./9. e-Tag beginnt und bis zum 16./17. e-Tag dauert. Firket (1914, 1920), der den Abbau histologisch genauer untersuchte, setzt den Beginn desselben auf den 15. e-Tag, Lillie (1927) auf den 10./11. e-Tag, Bakounine (1895) auf den 16. e-Tag und Atwell und Hanan (1926) auf den 18./19. e-Tag. Alle anderen Angaben, die in der Literatur anzutreffen sind, stützen sich auf die Unter-

suchungen der obgenannten Autoren, besonders auf v. MIHALKOVICS, BAKOUNINE und FIRKET. Sämtliche Untersuchungen wurden am Embryo des Huhnes gemacht, andere Arten wurden nicht betrachtet.

Was die genaue Beschreibung der Abbauvorgänge anbetrifft, so sind 4 Arbeiten zu nennen: v. MIHALKOVICS gibt bekannt, dass die Kanälchen am 8./9. e-Tag zu veröden beginnen, dass die Windungen nicht mehr zunehmen und der zwischen den Kanälchen gelegene Raum mit interstitiellem Bindegewebe angefüllt wird. Die Kerne färben sich stärker an. So verbleiben die Kanälchen bis zum 17. e-Tag, dann setzt eine Schrumpfung ein, die Lumina werden enger und der Kern löst sich in fettigen Detritus auf und wird ins Lumen ausgestossen; an Stelle der Kanälchen findet man dann solide Zellstränge. Vom Abbau des Glomerulus sagt er, dass die zuführenden Gefässe schrumpfen, dass er die Kapsel nicht mehr anfüllt und diese sich in Falten legt. — WINIWARTER und SAINMONT (1908), die am Katzenembryo den Abbau untersuchten, schildern ihn folgendermassen: die Zellen vergrössern sich unter Verlust der Granulation, es treten dafür aber grosse Pigmentkörner auf. Der Bürstensaum verschwindet, einzelne Zellen fallen ins Lumen, andere bleiben an Ort, verlieren aber das Pigment, sodass helle grosse Zellen entstehen, die einen grossen chromatinarmen Kern besitzen, zugleich verkleinert sich das Lumen. Dieser Vorgang spielt sich im ganzen Verlauf des Kanälchens ab, sodass am Schluss der ganze Kanal gleichgestaltet ist. — Eine ausführliche Arbeit über den Abbau des Mesonephros stammt von FIRKET, der ihn am Hühnchenembryo untersuchte. Nach ihm beginnt der Abbau am 15. e-Tag, an dem plötzlich das ganze Organ mit einem Schlag in den Rückbildungsprozess einbezogen wird. Was er vom 15.—17. e-Tag beobachtete, beschreibt er leider nicht, er sagt nur, dass die Abbauvorgänge am 18. e-Tag überhand nehmen: die Vascularisation verschwindet infolge Hypertrophie des Bindegewebes, das Lumen reduziert sich, das Epithel ist verdickt und enthält fettige Kugeln. Die Glomeruli verwelken. Den Höhepunkt der Rückbildung setzt FIRKET auf den 1. pe-Tag. Hier unterscheidet er 2 Kanälchensorten: 1. solche ohne Lumen, das Kanälchen wird durch das Bindegewebe zusammengedrückt und löst sich später auf. 2. solche mit Lumen, obwohl dies oft durch Zellen, die sich von Epithel losgelöst haben, zeitweise verstopft ist.

Die Glomeruli lösen sich oft von den Kanälchen los und vergrössern zugleich ihr Bindegewebsskelett. Die BOWMAN'sche Kapsel weist nun ein kubisches Epithel auf. Ungefähr am 7. pe-Tag beginnt sich der nun soweit veränderte Mesonephros je nach Geschlecht verschieden darzubieten: Bei den Männchen bleibt eine grosse Anzahl der Kanälchen in Verbindung mit dem Urnierengang (nach CHAPELLIER ist dasselbe allerdings bei den Weibchen auch zu beobachten), der Glomerulus ist voluminöser als bei den Weibchen und gewöhnlich noch in Verbindung mit dem Kanälchen. LOISEL (1902) glaubt, dass im Mesonephros aktiv Fett gespeichert wird, was schliesslich zur Degeneration des Organes führt.

b) *Das letzte Viertel der Brutzeit.*

Das letzte Viertel ist charakterisiert durch die Abbauvorgänge. Gestützt auf unsere Messungen und Beobachtungen setzen wir ihren Beginn beim Huhn auf die Zeit zwischen den 12. und 13. e-Tag, beim Alpensegler zwischen den 14. und 15. und bei der Amsel zwischen den 8. und 9. e-Tag. Er fällt bei allen Arten auf das 3. Viertel der Brutzeit, kommt aber etwas vor das Funktionsende zu liegen; das bedeutet, dass die Urniere noch kurze Zeit weiter tätig ist, nachdem schon Zeichen des Abbaues sichtbar werden. Die Abbauvorgänge sind bei allen Arten am intensivsten in den letzten paar Tagen vor und den folgenden 2—3 Tagen nach dem Schlüpfmoment. Von einem beginnenden Abbau am 8./9 e-Tag, wie dies v. MIHALKOVICS glaubt, kann keine Rede sein, es ist umgekehrt: dieser Zeitpunkt ist eher der Beginn der Funktion, der Mesonephros steht hier vor seiner höchsten Ausbildung. MIHALKOVICS untersuchte nur grobhistologisch die Entwicklung und erachtete so den 8. e-Tag, von welchem an keine neuen Kanälchen mehr gebildet werden, als das von der Urniere zu erreichende Ziel. Er beachtete nicht die feinhistologische Weiterdifferenzierung, die in der Mitte des 2. Viertels beginnt. Die Hauptabbauerscheinungen datiert v. MIHALKOVICS auch auf eine spätere Zeit.

Das erste Anzeichen des Abbaues konnten wir an der abnehmenden Grösse des Glomerulus feststellen. Während im ganzen Kanälchen histologisch noch nichts von Rückbildungserscheinungen sichtbar ist, verringert der Glomerulus sein Volumen schon um Beträchtliches, was hauptsächlich im Kleinerwerden der Kapillaren seinen Grund hat. Der beginnende Abstieg der Glomerulusvolumen-

Kurve ist für uns gleichbedeutend dem Beginn des Abbaues. Diese Verringerung des Glomerulusvolumens scheint früheren Autoren entgangen zu sein, weshalb sie den Abbaubeginn stets später festsetzen (15.—17. e-Tag). Wir bestreiten nicht, dass die Urniere am 12./13. e-Tag, ev. auch noch am 14. e-Tag (beim Huhn) noch funktionieren kann, der Glomerulus, obwohl er kleiner geworden ist, zeigt tatsächlich noch keine schwerwiegenden Veränderungen. Der starke Rückgang seines Volumens aber deutet auf eine beginnende rückläufige Bewegung, weshalb wir diesen Zeitpunkt als Abbaubeginn festsetzen. Das Funktionsende dagegen tritt etwas später ein. Es wäre also nicht so, wie FIRKET dies glaubte, dass die Urniere mit einem Schlag ihre Funktion aufgibt und der Rückbildung anheim fällt, sondern dass noch während der Funktionszeit der Abbau beginnt.

Obwohl im letzten Viertel der Brutzeit die Abbauvorgänge das Vorherrschende sind, so zeigen sich doch auch schon, was dann besonders in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen deutlich wird, Umbauvorgänge, d. h. Veränderungen, die im Zusammenhang mit der späteren Aufgabe des Mesonephros zu verstehen sind. Deutlich ist die Umbildung einzelner Kanälchen zu den späteren Nebenhodenkanälchen zu beobachten. Die Umbildung beginnt in der Nähe des Ausfuhrganges und dehnt sich später (besonders in der pe-Zeit) glomeruluswärts aus (Abb. 16). Es bilden sich diejenigen Epithelzellen, die WINIWARTER und SAINMONT als hell, einen grossen chromatinarmen Kern enthaltend, beschreiben. Auch beobachten sie, dass diese Epithelumbildung (von ihnen als Säuberung bezeichnet) im ganzen Kanälchen vonstatten geht, dass sie aber im Terminalsegment weniger intensiv ist. Sie scheinen aber nicht gesehen zu haben, dass die Umbildung im Terminalsegment ihren Anfang nimmt, um sich erst später über das Kanälchen auszudehnen.

Es sind also schon im letzten Viertel der Brutzeit, wie dann besonders auch in der pe-Zeit, die Abbauvorgänge genau zu trennen von denen des Umbaues. Während aber hier der Abbau noch stark vorherrscht, verschiebt sich das Verhältnis nach dem Schlüpftag zu Gunsten des Umbaues.

α) Das Malpighi'sche Körperchen (Abb. 17).

Die BOWMAN'sche Kapsel zeigt verschiedene Zustände: bei denjenigen Kanälchen, die später mit dem Hoden in Verbindung

treten, erhält sie ein mehr oder weniger kubisches Epithel, der Glomerulus verkleinert sich in diesem Falle zusehends. Bei den andern Kanälchen, die später nicht als Samenausfuhrgänge zu funktionieren haben, wird der Glomerulus von einer sehr starken Bindegewebshülle umschlossen und das ganze Gebilde löst sich schliesslich im Gewebe auf.

Der Glomerulus zeigt, nebst der stetigen Abnahme seines Volu-

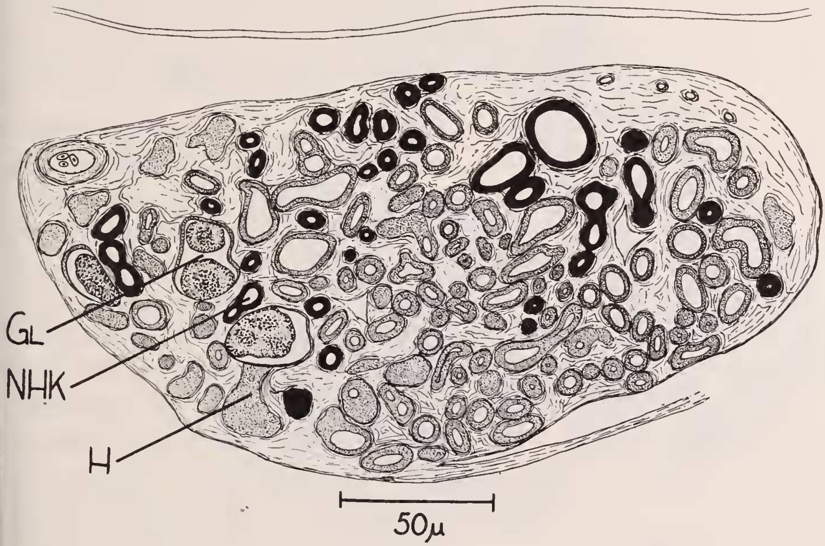


Abb. 16.

Querschnitt der Urniere am Schlupftag.
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.).

Die Umbildung der Nierenkanälchen zum Nebenhodenkanal (NHK) beginnt in der Nähe des Ausfuhrganges und dehnt sich immer weiter glomeruluswärts aus. — Schwarz: fertig ausdifferenzierte Nebenhodenkanälchen, grau: im Abbau oder Umbau begriffene Kanälchen. — H = Hauptstück (im Abbau), GL = 2 Glomeruli in 1 Kapsel.

nens und Verringerung seiner Anzahl noch folgende Veränderungen: Durch die Abschnürung der zuführenden Gefässe verkleinern ich die Kapillaren gewaltig, gewöhnlich sind nur noch 2—3 kleiere Hohlräume sichtbar. Die Bindegewebsmasse vergrössert sich, vas auch Firket beschreibt, ihre Kerne liegen dicht gedrängt. Durch das Dazukommen der früheren Endothel- und Deckzellenerne ist ihre Zahl angestiegen. Die durch die Abschnürung gefanenen Blutzellen im Glomerulus zeigen pyknotische Kerne und allen sich zusammen, sodass sie als grosse Klumpen erscheinen. Ein welliges Nachfolgen der Bowman'schen Kapsel, wie es v. Mihal-

KOVICS beachreibt, konnte nie gesehen werden. — Der mittlere Durchmesser des Glomerulus in der Mitte des letzten Viertels beträgt beim Huhn noch 85 μ, beim Alpensegler 68 μ und bei der Amsel 36 μ. Im Gegensatz zu den früheren Glomerulusdurchmessern, wo die grossen Kapillaren den Hauptanteil ausmachten,

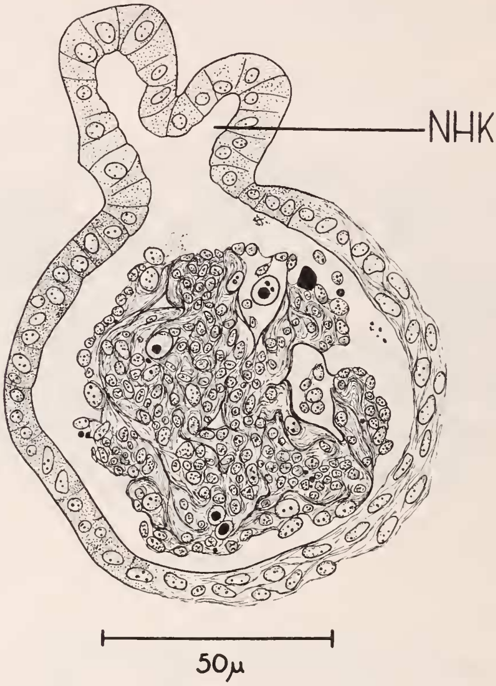


ABB. 17.

Malpighi'sches Körperchen am Schlupftag ♂.
(Haematoxylin-HEIDENHAIN-Säureorange G.).

Die BOWMAN'sche Kapsel hat sich zur Hälfte in kubisches Epithel umgebildet und nimmt die Verbindung mit dem Hoden auf. Dieser Teil zeigt schon deutliches Nebenhodenkanalepithel (NHK). Der Glomerulus ist stark bindegewebig und weist viele Kerne und Erythrocytenüberreste auf.

wird er hier nur durch die hypertrophierte Bindegewebsmasse bestritten. Basalmembran, Endothel und Deckzellen sind nicht mehr zu beobachten. — Zwei nebeneinander liegende MALPIGHI'sche Körperchen können sich miteinander verbinden, sodass Bilder zustande kommen, wie Abb. 16 zeigt: ein grosser, erweiterter Kapselraum enthält 2—3 Glomeruli. Bei denjenigen Kanälchen, die eine Verbindung mit dem Hoden aufnehmen, wächst aus der

ıun mit kubischen Epithel versehenen Kapsel ein Kanälchen aus, las typische Nebenhodenkanalstruktur zeigt (Abb. 17). Es wird ɪpäter zum proximalsten Teil des Nebenhodenkanals.

3) *Das Hauptstück.*

Dieser Abschnitt zeigt starke Veränderungen, sowohl was seine Grösse als auch seine Struktur anbelangt. Der Durchmesser verringert sich um Beträchtliches. Gewisse Hauptstücke allerdings weisen ein vergrössertes Lumen auf. Der rundiche Kern, der 3—4 grosse Nucleolen ıufweist, liegt beim Huhn und Alpensegler basal, bei der Amsel im Zentrum der Zelle. Der Durchmesser beträgt bei allen 3 Arten 5 μ. Ein alleiniges Austreten des Kernes (v. MIHALKOVICS) wurde nie beobachtet. Die Basalmembran ist stets deutlich, lie seitlichen Zellgrenzen werden oft ındeutlich oder gar unsichtbar. Bei gewissen Kanälchen kann die Lumenmembran verdickt sein. Der Bürstensaum ist noch deutlich, Struktur und Grösse sind dieselben geblieben. Eine eigentümliche Veränderung zeigt der Zellkörper, der plötzlich eine scharf ausgeprägte supranucleäre Zone aufweist. Sie ist lichter granuliert als die basale Zone, welche oft grosse, rundlich geformte Pigmentkörner enthält. Sekrtezellen sind keine mehr vorhanden. — Auch im Vogelmesonephros ist las Einsinken von ganzen Zellkomplexen ins Lumen zu beobachten, vie es WINIWARTER und SAINMONT für die Katzenniere beschreiben. Besonders deutlich ist es bei der Amsel zu beobachteten (Abb. 18). Das Lumen füllt sich mit Zellhaufen an, wobei oft noch die Zellmembranen sichtbar bleiben. Die Kerne und das Plasma färben ich dunkler an. WINIWARTER und SAINMONT bezeichnen diesen Vorgang als Säuberung (im Hinblick auf die Bildung des Nebenhodenkanals), er ist aber eher zu den Abbauvorgängen zu rechnen.

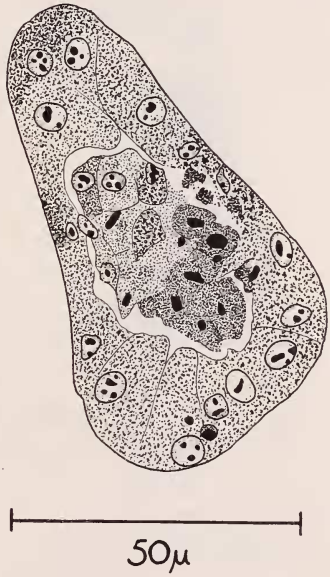


ABB. 18.
Urnierenkanälchen im Abbau.
(Haematoxylin-HEIDENHAIN-Säureorange G.)

Die Umwandlung des Hauptstückepithels zum Nebenhodenkanal bietet sich anders dar: nicht ganze Zellen werden ins Lumen abgestossen, sondern nur die Pigmentkörner. Das Plasma wird heller, die supranucleäre Zone verschwindet, der Kern enthält zwar noch 3—4 grosse Nucleolen, erscheint aber sonst hell. Die Zellmembranen sind wieder deutlich sichtbar. Solche Uebergangsformen sind öfters anzutreffen und können nur durch den noch vorhandenen Bürstensaum als frühere Hauptstücke erkannt werden (Abb. 19). Bei den andern Kanälchenabschnitten ist derselbe Vorgang zu beobachten, jedoch ist hier die Zuordnung schwieriger. — Nebst den im Lumen anzutreffenden Zellkomplexen sind auch homogen erscheinende Einschlüsse vorhanden, und zwar nicht nur im Hauptstück, sondern ebenso häufig im Ueberleitungs- und Mittelstück. Sie färben sich mit den Plasmafarbstoffen einheitlich an. Ihre Entstehung konnte nicht abgeklärt werden. — Alle Kanälchen sind von einer verstärkten Bindegewebshülle umgeben. Nach Firket ist sie der Hauptgrund des Verschwindens des Lumens infolge ihres Druckes auf den Kanal. Die Anwesenheit einer gleich starken Hülle bei Kanälchen, die ihr Lumen noch besitzen oder gar vergrössert haben, lässt diese Deutung problematisch erscheinen.

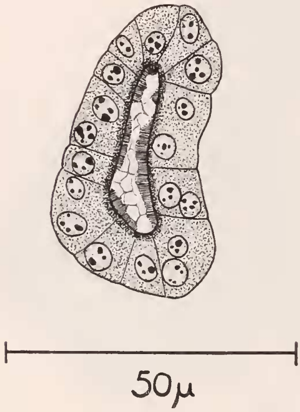


Abb. 19.
Hauptstück im Umbau zum Nebenhodenkanal. (Azan.)

γ) *Ueberleitungsstück und Mittelstück.*

Diese beiden Abschnitte können im letzten Viertel nicht mehr eindeutig voneinander abgegrenzt werden. — Die Epithelhöhe ist dieselbe geblieben wie im 3. Viertel, die Kerne zeigen nun jedoch rundlichere Formen (Durchmesser 4 μ). Sie liegen zentral in der mit vielen Pigmentkörnern angefüllten Zelle. Die Körner können in so grosser Anzahl auftreten, dass der Kern verdeckt wird. Die Lumina sind teils leer, teils zeigen sie auch die homogene Masse wie sie im Hauptstück anzutreffen ist. Dagegen wurde das Einsinken von ganzen Zellhaufen nie beobachtet. Da diese beiden Abschnitte gegen den Schlüpftag hin immer spärlicher anzutreffen sind, das

Bindegewebe dagegen sich ständig vermehrt, ist anzunehmen, dass sie schon früh und schneller im umliegenden Gewebe aufgehen als z. B. das Hauptstück. Natürlich hat man von denjenigen Kanälchen abzusehen, die am Umbildungsprozess teilnehmen.

δ) *Das Verbindungsstück.*

Die Lebensdauer des Verbindungsstückes ist kurz. Es wird sehr spät angelegt und wird kurz nach seiner Ausdifferenzierung als erster Abschnitt zum Nebenhodenkanal umgebaut.

ε) *Der Ausfuhrgang.*

Er behält zuerst noch seine alte Epithelform bei, übernimmt dann später die Epithelstruktur des Nebenhodenkanals und wird so zum Vas deferens. Vom Nebenhodenkanal ist er stets unterscheidbar durch seine Lage, sein grösseres Lumen und seine stärkere Bindegewebshülle.

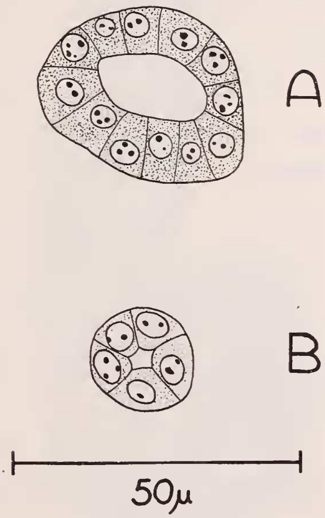


ABB. 20.
Nebenhodenkanal.
(Haematoxylin-HEIDENHAIN-Säureorange G.)
A: auf dem Stadium der Umbildung, B: Fertig ausdifferenziert.

ζ) *Der Nebenhodenkanal* (Abb. 20).

Sein frühestes Auftreten fällt beim Huhn auf den 19., beim Alpensegler auf den 17. und bei der Amsel auf den 11. e-Tag. Es sind an diesen Tagen jedoch nur wenige Kanälchenquerschnitte in der Gegend des Ausfuhrganges anzutreffen. Später ist sein Vordringen gegen die gegenüberliegende Gonade deutlich zu beobachten. — Das kubische Epithel ist charakterisiert durch die stark hervortretenden Zellmembranen und die sehr wenig dichte Granuation. Der grosse, runde, chromatinarme Kern, der mitten in der Zelle liegt und sie oft fast ausfüllt, hat einen mittleren Durchmesser von 6 μ. Die mittlere Epithelhöhe beträgt 10 μ. Das Lumen st sehr klein, oft überhaupt fehlend. Einschlüsse in der Zelle sind nicht anzutreffen.

c) *Der Umbau und der Abbau bis zum Adultstadium.*

Frühere Untersuchungen, die das Schicksal des Mesonephroskanälchens bis zum adulten Nebenhoden oder Nebenovar verfolgen, fehlen. Der einzige, der den Umbau der Urniere auch in die pe-Zeit hinein verfolgte, ist FIRKET (1914, 1920). KUMMERLÖWE (1930) versucht den embryonalen wie auch den postembryonalen Mesonephros mit der Einteilung von CHAPELLIER (1911) zu analysieren, was aber unmöglich ist. Die Ergebnisse FIRKET's wurden im vorhergehenden Abschnitt dargelegt.

Während in der Embryonalzeit die Gonaden als Anhangsgebilde der Urniere zu betrachten sind, verschiebt sich postembryonal das Grössenverhältnis zu Gunsten der Gonade. Hoden und Ovar nehmen beträchtlich an Grösse zu. Beim erwachsenen, nicht brünstigen Tier, erscheint der Nebenhoden und noch mehr das Nebenovar in einen Querschnitt nur als ein kleiner, mit einigen Kanälchen besetzter Fleck, der zwischen Gonade und Niere liegt. Während der geschlechtlich aktiven Zeit dagegen vergrössert sich der Nebenhoden gewaltig und zeigt eine völlig andere histologische Struktur.

Die G l o m e r u l i (die hier nur noch aus einer kompakten Bindegewebsmasse bestehen) bleiben nach dem Schlüpftag bei beiden Geschlechtern noch längere Zeit bestehen. Beim Weibchen werden sie etwas früher zurückgebildet. Die Zahl der durch eine Bindegewebshülle abgekapselten Glomeruli nimmt zu. Feinere Strukturen sind nicht mehr zu beobachten, hie und da liegen grosse Pigmentkörner in der Bindegewebsmasse zerstreut. Die übrigen, nicht abgekapselten Glomeruli (denjenigen Kanälchen zugehörend, die zu Nebenhodenkanälchen umgebaut wurden) sind von einer Kapsel umgeben, die nun durchwegs von einem kubischen Epithel gebildet wird. Die Zellen weisen deutliche Membranen auf. Das Epithel gleicht sich immer mehr dem Nebenhodenkanal-Epithel an und die Glomerulusmasse verschwindet allmählich.

Von den im embryonalen Mesonephros vorhandenen K a n ä l c h e n wird nur ein kleiner Teil zu Nebenhodenkanälchen, die übrigen zerfallen und werden aufgelöst. Es sind die Glomeruli der letzteren, die der Abkapselung anheimfallen. In den ersten pe-Tagen ist oft noch ein kleiner Teil der verschwindenden Kanälchen verfolgbar; sie sind aber schon am 3. pe-Tag schwer auffindbar

vas auch v. Mihalkovics betont. Abb. 21 zeigt einen Teil eines früheren Hauptstückes, das nur durch seine Vorbindung mit dem Malpighi'schen Körperchen noch als solches erkannt werden konnte. Es zeigt deutlich das Verschwinden des Lumens, das nur noch ganz schwach sichtbar ist und eine Einlagerung von einem stark färbbaren Stoff aufweist. Die Zellwände lösen sich auf. n der Zelle werden Granula abgelagert. Die Kerne, die grosse Nucleolen enthalten, färben sich mit Hämatoxylin oft ganz dunkel an. — Bei der Amsel können noch am 3. pe-Tag Kanälchen gesehen werden, die man den früheren Ueberleitungs- oder Mittelstücken zurechnen kann. Sie weisen auch starke Einlagerungen von Körnern verschiedener Grösse auf.

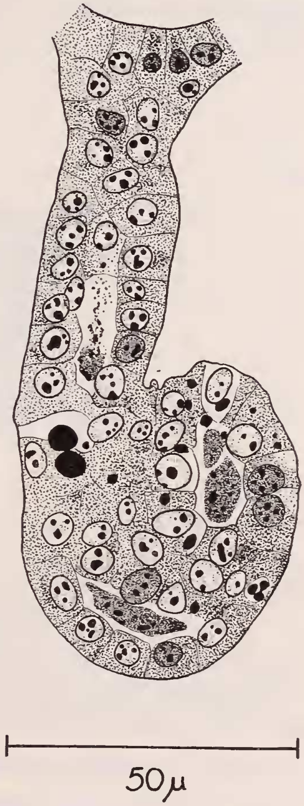


Abb. 21.
Hauptstück im Abbau (2. pe-Tag).
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.)

Allgemein kann man sagen, dass sämtliche Bestandteile, die nicht in den Dienst des Geschlechtsapparates treten, rapid zurückgebildet werden. Das Bindegewebe nimmt stark an Masse zu. Die zukünftigen Nebenhodenkanälchen, die alle von starken Bindegewebhüllen umschlossen sind, beherrschen nun das Organ. Oft sind sie eng aneinander gepresst und weisen noch kein Lumen auf.

Der Abbau und der Umbau erfolgt bei beiden Geschlechtern auf dieselbe Art. Ein Unterschied besteht nur darin, dass beim Weibchen die Zahl der umgebildeten Kanälchen (homolog den Nebenhodenkanälchen) geringer ist und dass sie keine Verbindung mit der Gonade eingehen.

Während in den ersten pe-Tägen der Nebenhodenkanal in der ganzen Ausdehnung die gleiche histologische Struktur zeigt, bildet er sich später (beim Huhn ungefähr vom 12. pe-Tag an) in der Nähe der Gonade um: die runden, grossen Kerne nehmen unter Ein-

dunklung längliche Form an und lagern sich dichter. Oft sind diese Kanälchenabschnitte, die den späteren Vasa efferentia entsprechen, in eine vom andern Nebenhodengewebe etwas abgetrennte Bindegewebszone eingelagert (Abb. 22). Beim Männchen setzen sie sich gonadenwärts fort bis in die Tunica albuginea des Hodens um sich dann schliesslich mit den Hodenkanälchen zu verbinden. Eine

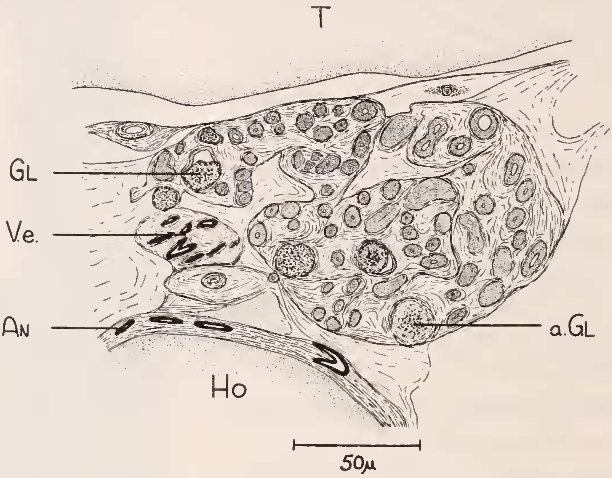


Abb. 22.

Nebenhodenquerschnitt, 18. pe-Tag. (Huhn.)
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.)

Der Nebenhoden liegt zwischen dem Metanephros (T) und dem Hoden (Ho). GL = Glomerulus eines Kanälchens, das sich zu einem Nebenhodenkanal umbaut, a. GL = von Bindegewebe abgekapselter Glomerulus. V. e. = Vasa efferentia, in einer eigenen Bindegewebshülle eingebettet, An = Antrum testis.

weitere Unterteilung in Tubuli recti und Antrum testis ist auf diesem Stadium noch nicht möglich, da die histologischen Strukturen dieselben sind. Die auch im weiblichen Geschlecht auftretenden Kanälchen unterscheiden sich von denjenigen der Männchen nur dadurch, dass sie keine Verbindung mit dem Ovar eingehen und in geringerer Anzahl vertreten sind.

d) *Zusammenfassung.*

Das letzte Viertel der Brutzeit und die nachfolgende pe-Zeit ist charakterisiert durch die Abbau- und Umbauvorgänge; im letzten Viertel ist der Abbau das Vorherrschende, während in der pe-Zeit die Umbildung der früheren Mesonephroskanälchen zu den Nebenhodenkanälchen überhand nimmt.

Die Rückbildung äussert sich zuerst im Kleinerwerden des Glomerulus, was beim Huhn auf den 12./13., beim Alpensegler auf den 14./15. und bei der Amsel auf den 8./9. e-Tag fällt. — Diejenigen Kanälchen, die in den Dienst des Geschlechtsapparates treten, bilden sich zu den Nebenhodenkanälchen um. Die Umbildung beginnt in der Nähe des Ausfuhrganges und dehnt sich später glomeruluswärts aus. Es bildet sich ein granulaarmes Epithel mit grossen, chromatinarmen Kernen und deutlichen Zellmembranen. Die BOWMAN'sche Kapsel erhält ein kubisches Epithel und wächst beim Männchen gonadenwärts aus, um die Verbindung mit dem Hoden aufzunehmen. Der Glomerulus zerfällt allmählich.

Die übrigen Kanälchen zerfallen und gehen im Bindegewebe auf. Der Abbau, der besonders am Hauptstück deutlich zu beobachten ist, äussert sich folgendermassen: ganze Zellhaufen fallen ins Lumen, überall treten grosse Pigmentkörner auf, das Lumen verkleinert sich stark und die Kerne färben sich oft ganz dunkel an. Der Glomerulus wird von starken Bindegewebszügen umschlossen und später aufgelöst.

Die Abbau- und die Umbauvorgänge erfolgen bei beiden Geschlechtern auf dieselbe Art. Ein Unterschied besteht nur darin, dass beim Weibchen keine Verbindung mit der Gonade aufgenommen wird und dass die umgebildeten Kanälchen (homolog den Nebenhodenkanälchen) weniger zahlreich sind.

In den späteren pe-Tagen erfolgt in Gonadennähe die Bildung der späteren Vasa efferentia. — Der Abbau scheint rein autolytisch vor sich zu gehen, indem die einzelnen Bestandteile nach Vollendung ihrer Funktion in sich zusammenfallen. Phagocyten wurden nicht beobachtet.

5. Der Nebenhoden und das Nebenovar des erwachsenen Tieres.

a) *Literaturübersicht.*

Im Gegensatz zu den Säugern wurden die Anhangsgebilde der Gonaden bei den Vögeln wenig untersucht. Es sind nur zwei Arbeiten zu nennen:

Die histologischen Angaben von CHAPELLIER (1911), der die

Reste des WOLFF'schen Körpers bei Fringilliden untersuchte, sind gering. Er unterscheidet 3 Kanälchensorten:

1. Kanälchen mit gedrängten dunklen Kernen, die grosse dicke Nucleolen enthalten.
2. Kanälchen mit mehr auseinanderliegenden Kernen, die chromatinarm sind und hell erscheinen.
3. Kanälchen mit birnenartig verlängerten Kernen.

Diese 3 Kanälchensorten sind sowohl beim Männchen wie beim Weibchen anzutreffen, nur dass bei letzterem das Lumen kleiner ist.

ALVERDES (1924) analysierte dann zum ersten Mal genau den Nebenhoden des Haussperlings. Es fand im Brunstnebenhoden ein dem Rete testis der Säuger analoges Gebilde, das hier aber lakunenartig erweitert ist. Er beschreibt es als ein System von Hohlräumen, die untereinander in Verbindung stehen und nennt es Antrum testis. Es ist von sehr niedrigem Epithel (6—7 μ Höhe) ausgebildet. Die elliptisch geformten Kerne messen durchschnittlich 6—8 μ. Die Mündungsstellen der Tubuli recti sind im Antrum wahllos zerstreut. Die Vasa efferentia (Epithelhöhe 8—12 μ) nehmen einen trichterartigen Ursprung aus dem Antrum und münden während seiner ganzen Länge in den Ductus epididymidis. Sein Epithel misst 15—20 μ und zeigt eine starke Ausstossung von Sekretblasen, die vor der Abgabe ins Lumen von Stereocilien umhüllt werden. Auch im anschliessenden Vas deferens (Epithelhöhe 40 μ) beobachtet er noch Sekretionserscheinungen. — Im ganzen Nebenhoden fand ALVERDES keine Spermien, er erachtet den Hoden selbst als Speicherungsort.

b) *Eigene Beobachtungen.*

α) *Das Nebenovar.*

CHAPELLIER sagt, dass das Nebenovar in der geschlechtlich aktiven Zeit kein Wachstum zeigt. Uns fehlte leider das Material, dies eingehend nachzuprüfen. Eigenartig ist nur, dass das von uns untersuchte erwachsene Huhn ein grösseres Nebenovar aufwies als die ältesten untersuchten pe-Stadien (27. pe-Tag). Es wäre also möglich, dass das Nebenovar doch einen ähnlichen Wachstumszyklus mitmacht wie der Nebenhoden, denn neben der grösseren

Ausbildung wies das Adultnebenovar auch mehr Kanälchen mit Lumen auf als dasjenige der Jungvögel.

Das Nebenovar, das zwischen dem grossen Ovar und der linken Niere eingepresst liegt (das rechte Nebenovar wird im Verlauf der pe-Entwicklung zurückgebildet) weist in seinem grössten Querschnitt beim Huhn ungefähr 10 Kanälchen auf, die den gleichen Bau zeigen wie diejenigen des Nebenhodens. Dem Ovar zugewendet liegen die den Vasa efferentia homologen Kanälchen. Eine Verbindung mit dem Ovar, wie dies CHAPELLIER abbildet, konnte aber nie gefunden werden. — Sehr klein, nur ungefähr 2—6 lumenlose Kanälchen enthaltend, ist das Nebenovar der Amsel in der Ruheperiode. 1—2 Kanälchen sind wiederum homolog den Nebenhodenkanälchen, während die übrigen histologisch mit den Vasa efferentia übereinstimmen. — Beim adulten Mauersegler, der an Stelle des Alpenseglers untersucht wurde, weist das Nebenover 3—4 Kanälchen auf, die wiederum den Nebenhodenkanälchen gleichgestellt werden müssen.

Bei der Amsel und dem Mauersegler fehlten uns weibliche Tiere während ihrer geschlechtlich aktiven Zeit.

β) *Der Nebenhoden.*

A. In der Ruheperiode. — In der Ruheperiode zeigt er ungefähr dieselbe Struktur wie während der Jugendperiode (Abb. 22), nur dass die Abbau- und Umbauvorgänge beendet sind und sein Ausmass sich noch etwas reduziert hat. Es können der Nebenhodenkanal, die Vasa efferentia und Teile des Antrums unterschieden werden. Die Tubuli recti sind im Ruhestadium sehr lang und können oft weit in den Hoden hinein verfolgt werden. Der Nebenhodenkanal (Ductus epididymidis) zeigt seine frühere typische Epithelstruktur, granulaarme Zellen mit hellem grossen Kern, die Vasa efferentia weisen dicht gelagerte, dunkle Kerne auf. Das Antrum ist in der Ruhezeit sehr verändert, gewöhnlich kann man es nur durch seine Lage von den Vasa efferentia unterscheiden, es hat hier ein kubisches Epithel mit dicht gedrängten Kernen. Sämtliche Kanälchen sind lumenlos.

Von den 3 Kanälchensorten CHAPELLIER's lassen sich nur 2 einordnen: seine zweite Form (s. Seite 302) entspricht dem Nebenhodenkanal, die erste passt einigermassen auf die Vasa efferentia und das Antrum, während die 3. Form nirgends gefunden wurde,

abgesehen bei Jungvögeln, bei denen der Nebenhoden noch Abbauvorgänge aufwies. Auch im Brunstnebenhoden kann seine Kanälcheneinteilung nicht angewendet werden.

B. Der Brunstnebenhoden. — Als Untersuchungsobjekt diente ein Mauersegler und ein Hahn. Letzterer zeigte trotz seiner Jugendlichkeit (Alter ca. 4 Monate) in seinem

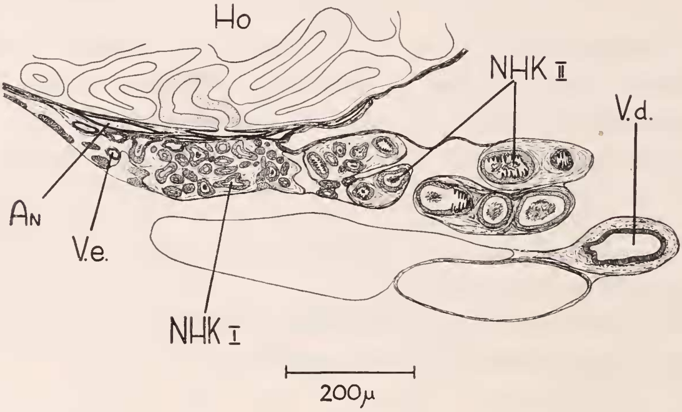


Abb. 23.

Querschnitt durch den Nebenhoden des Mauerseglers.
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.)

Die Tubuli des Hodens (Ho) münden ins Antrum (An), von welchem die Vasa efferentia (V. e.) ihren Ursprung nehmen. Letztere leiten über zum Nebenhodenkanal (NHK), welcher in den Vas deferens (V. d.) mündet. — NHKI = Nebenhodenkanal oberer Teil, der Sekretionserscheinungen zeigt. NHK II = Nebenhodenkanal unterer Teil, dessen Epithel ,,Faltungen" aufweist. Spermienansammlungen sind im ganzen Nebenhodenkanal (I und II) zu beobachten.

Nebenhoden ähnliche Strukturen wie der adulte Mauersegler, nur dass die Spermienproduktion noch nicht eingesetzt hatte.

Der Nebenhoden ist in der geschlechtlich aktiven Zeit schon makroskopisch als ein länglich geformtes Gebilde sichtbar.

In seinem mikroskopischen Bau stimmt er im grossen und ganzen mit demjenigen des Haussperlings überein (Abb. 23). Längs des Hodens, in der Tunica albuginea gelegen, dehnt sich das Antrum (Abb. 24) aus mit dem sehr flachen, lumen- wie basalwärts gut abgegrenzten Epithel. Es ist etwas niedriger als dasjenige des Sperlings die mittlere Höhe beträgt 5 µ. Die Abgrenzung der einzelnen Zellen ist unsichtbar. Die elliptisch geformten Kerne, die 1 Nucleolus enthalten und eine Grösse von 5 µ × 7 µ aufweisen, liegen hinterein

ander angeordnet im Epithel. Dieses ist durchgehend einheitlich granuliert.

Aehnlich wie beim Sperling verhalten sich auch die Tubuli recti, deren Mündungen wahllos über die gesamte Peripherie des Hodens verteilt sind. Sie sind etwas weniger lang als beim Sperling.

Der grosse trichterförmige Ursprung des Vas efferens aus dem

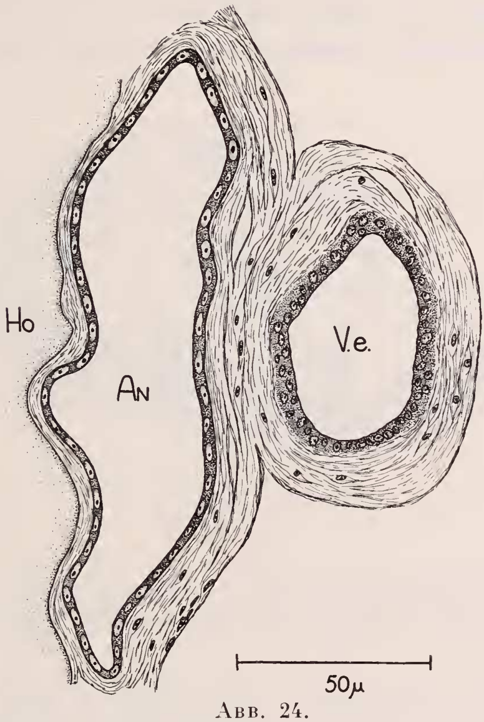


Abb. 24.

(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.)
An = Antrum, V. e. = Vas efferens, Ho = Hoden

Antrum, wie ihn Alverdes beschreibt, ist aber beim Mauersegler nicht vorhanden. Der Uebergang vollzieht sich durch ein Schmalerwerden des Antrums bis zu einem Durchmesser, der dem der Vasa efferentia gleichkommt, an welcher Stelle dann die Epithelform plötzlich wechselt (Abb. 23). Das Epithel nimmt an Höhe zu (6—7 µ mittlere Höhe), der Kern wird rundlicher, z. T. sogar eckigunregelmässig (mittlerer Kerndurchmesser 4 µ). Die etwas grösseren Nucleolen treten stärker hervor. Die Kerne sind unregel-

mässig im Epithel angeordnet (Abb. 24). Die Zellgrenzen sind unsichtbar, die Lumenmembran ist unregelmässig geformt. An der Basis ist die Abgrenzung sehr undeutlich, es ist ein langsames Uebergehen in die umgebende Bindegewebsschicht zu konstatieren. Die Lumenweite beträgt 10—20 μ.

Nach einem kurzen, schwach gewundenen Lauf folgt der Uebergang in den Ductus epididymidis. Er kann in einen proximalen, stark gewundenen, mit kleinerem Lumen und in einen distalen Teil gegliedert werden, der dem Vas deferens nahe liegt und ein grösseres

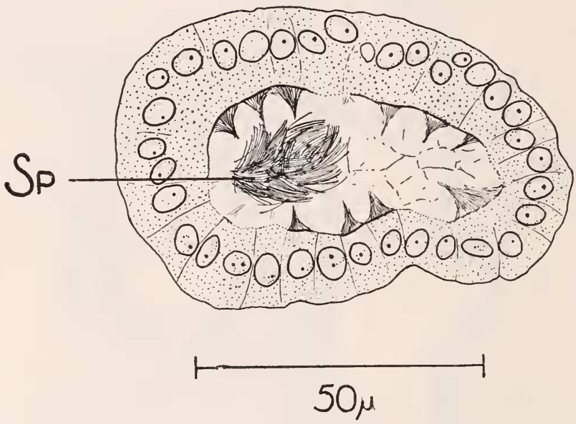


Abb. 25.
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.).
Nebenhodenkanal, oberer Teil (NHK I), Sp = Spermienballen.

Lumen aufweist. Sein Epithel zeigt „Faltungen" (Abb. 23). Der Uebergang vom Vas efferens her ist gut gekennzeichnet; die hellen, einheitlich granulierten Zellen sind undeutlich voneinander abgegrenzt. Die Basalmembran ist stark ausgebildet, die Lumenmembran dagegen ist wieder undeutlich (Abb. 25). Die Cilien sind büschelartig angeordnet und an der Spitze zusammengeklebt. Im oberen, proximalen Teil des Kanals konnten keine Blasenausstossungen beobachtet werden, im Lumen waren auch keine Sekretkugeln anzutreffen, nur eine hie und da auftretende schwache Wabenstruktur. Die Kerne sind rundlich oder elliptisch und enthalten nur 1 kleinen Nucleolus. Der mittlere Kerndurchmesser beträgt 6 μ, die mittlere Epithelhöhe 22 μ und der Lumendurchmesser beträgt rund 20 μ. — Im 2. Teil des Ductus epididymidis

tritt, neben dem Grösserwerden des Lumens, eine starke Epithelveränderung auf, so dass man fast von einem neuen Kanalabschnitt sprechen könnte. Es treten starke „Faltungen" auf, die durch dicht gelagerte, stark granulierte und ins Lumen vorspringende Zellen gebildet werden (Abb. 26). Die zwischen den „Falten" gelegenen Zellen zeigen dieselbe Struktur wie diejenigen im obern Teil des Nebenhodenganges, nur haben sie eine cylindrische Form angenommen und weisen deutlichere Membranen auf. Gegen das Lumen sind sie kuppenartg vorgebuchtet. Die ins Lumen vor-

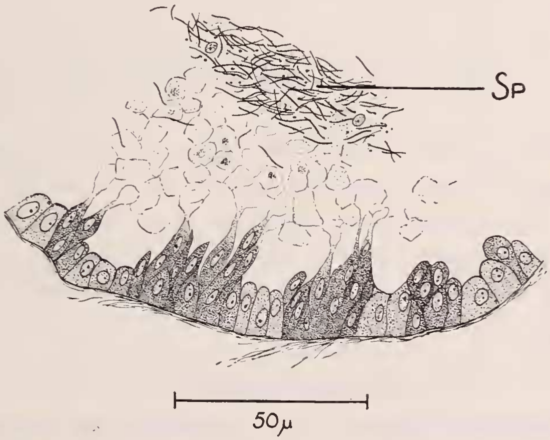


Abb. 26.

(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.).
Nebenhodenkanal, unterer Teil (NHK II). Sp = Spermien, vermischt mit Sekreten.

springenden dunklen Zellkomplexe werden durch cylindrische bis stark spindelförmige Zellen aufgebaut, die eng aneinander gepresst sind. Der Kern ist auch abgeflacht. Gegen das Lumen öffnen sie sich unter Abgabe einer Blase und Zellgranula. Man kann von einer Aehnlichkeit mit den Sekretzellen des Hauptstückes der Urniere sprechen, was auch Nemiloff (1926) betont. Das Lumen ist angefüllt mit abgestossenen Blasen, die immer noch die Granula enthalten. Auch abgestossenes Kernmaterial ist anzutreffen. Der mittlere Durchmesser dieses Abschnittes beträgt 50 μ.

Dieser 2. Abschnitt führt schliesslich in das Vas deferens über unter weiterer Vergrösserung des Lumens (100—150 μ). Die Epithelhöhe bleibt sich ungefähr gleich, es ist cylindrisch gestaltet

und einheitlich granuliert und sitzt einer nur undeutlich sichtbaren Basalmembran auf. Die Abgrenzung gegen das Lumen verläuft gerade. Die Kerne zeigen dieselbe Struktur wie im Nebenhodengang. Sekretionserscheinungen konnten nicht gesehen werden, es dient offenbar nur als Ausfuhrgang.

Wenn sich auch der Nebenhoden des Mauerseglers in seinem Aufbau prinzipiell gleich verhält wie der des Haussperlings (ALVERDES), so sind dennoch einige Unterschiede vorhanden: ALVERDES sagt, dass er in keinem der eben geschilderten Abschnitte Spermienansammlungen gefunden habe und schliesst daraus, dass bei den Vögeln, sicher beim Sperling, der Hoden selbst als Speicherungsort der Spermien diene. Der von uns untersuchte Mauersegler jedoch zeigte starke Spermienzusammenballungen im Nebenhoden, hauptsächlich im unteren Teil des Ductus epididymidis, aber auch im obern Teil wie im Vas efferens sind Ansammlungen zu sehen. Im Antrum und im Vas deverens fehlen sie. — Ferner beschreibt ALVERDES Sekretionserscheinungen im Vas efferens, Ductus epididymidis und sogar im Vas deferens. Im Nebenhoden des Mauerseglers zeigt nur der untere Teil des Ductus epididymidis Sekretionsercheinungen.

c) *Zusammenfassung.*

Das Nebenovar ist bei allen 3 untersuchten Arten in der geschlechtlichen Ruhezeit sehr klein. Es umfasst nur einige wenige Kanälchen, die alle lumenlos sind. In ihrer histologischen Ausbildung stimmen sie mit dem Ductus epididymidis und den Vasa efferentia überein.

Der Ruhenebenhoden des adulten Tieres zeigt im Prinzip dieselbe Struktur wie der der Jungvögel, d. h. die Kanälchen sind lumenlos und durch starke Bindegewebszüge voneinander abgegrenzt. Unterscheidbar sind Vas deferens und Ductus epididymidis, die Vasa efferentia und das Antrum können nur durch ihre verschiedene Lage unterschieden werden.

Der Brunstnebenhoden des Mauerseglers zeigt gegenüber dem des Haussperlings keinen prinzipiellen Unterschied. Hier wie dort münden die Tubuli recti in das Antrum, das durch sein sehr flaches Epithel gekennzeichnet ist. Die Vasa efferentia beginnen beim Mauersegler nicht trichterförmig im Antrum. Sie sind kurz und gewunden und leiten zum Ductus epididymidis über. An ihm kann

man 2 Teile unterscheiden: einen oberen, der mit einem einheitlichen Epithel ausgestattet ist und nur einen kleinen Durchmesser aufweist und in einen unteren mit grossem Lumen, dessen Epithel Sekretzellen zeigt. Es ist dies der einzige Abschnitt, in dem eine Sekretion beobachtet wurde. Er führt schliesslich ins Vas deferens über, dessen Epithel wieder einheitlich gestaltet ist. Spermienansammlungen konnten, im Gegensatz zum Sperling, im Vas efferens und im Ductus epididymidis angetroffen werden.

DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Das Hauptuntersuchungsobjekt der vorliegenden Arbeit ist die Urniere. Sie tritt bei allen Arten, gleich welcher systematischer Stellung oder Lebensweise, in der gleichen Form und in der relativ gleichen Zeit auf. In der embryonalen Nierenausbildung ist auch kein Unterschied vorhanden zwischen dem äusserlich wie innerlich sich sonst so verschieden darbietenden Nesthocker- und Nestflüchtertypus. Die Abgestimmtheit der gesamten Urnierenausbildung auf die Brutdauer äussert sich besonders in ihrem histologischen Bau, wo Abweichungen nur gering sind, die z. T. ihren Grund wohl auch in der unvermeidlichen Ungenauigkeit der Embryonendatierung haben. Die zeitliche Entsprechung der Entwicklungsphasen der Urnierenausbildung bei allen Arten beweist, dass dieses Organ für die Embryonalzeit lebensnotwendig ist. Es kann sich in seinem Aufbau und seiner Entwicklung keine Abweichungen gestatten, es passt sich der Brutzeit an. — Die Eigenart der Nierenfunktion der Vögel geht deutlich aus einem Vergleich mit den Säugetieren hervor. Hier zeigt sich, dass die embryonale Niere sich in ihrer Ausbildung und ihrem zeitlichen Auftreten wandeln kann, sobald ein anderes Organ, die Placenta, die excretorische Funktion ganz oder teilweise übernimmt. So kommt es, dass Säuger verschiedener systematischer Stellung und Lebensweise in ihrer Urnierenausbildung stark variieren, je nach Ausbildung der Placenta. Portmann kommt sogar an Hand der Mesonephrosausbildung (und Allantois- und Nabelblasengrösse) zu einer Gliederung der Eutherien. Ein gleiches Vorgehen wäre bei

den Vögeln unmöglich. Bei den Säugern zeigt sich auch, dass mit der Urnierenausbildung die Allantoisausbildung parallel geht, bei stark entwickeltem Mesonephros beobachten wir auch eine grosse Allantois und umgekehrt. Diese Korrelation ist auch bei den Vögeln vorhanden: die Allantois ist stets stark entwickelt, der Mesonephros zeigt immer einen hoch differenzierten Bau und eine gleichmässig verlaufende Entwicklung und Rückbildung. Diese Konstanz steht bei den Vögeln im Zusammenhang mit der Ausbildung terrestrischer Eier.

Bei allen Arten fällt der Höhepunkt der Urnierenentwicklung in das 3. Viertel der Brutzeit, das zugleich die Zeit der intensivsten Funktion ist. Die darauffolgende Rückbildung wird physiologisch kompensiert durch den von diesem Zeitpunkt an wohl ausgebildeten Metanephros. Es ist also vorgesorgt, dass kein Stillstand in der excretorischen Funktion auftritt. — Während in der histologischen Ausbildung zeitlich sozusagen keine Abweichungen zu konstatieren sind, zeigt sich bei der äusserlichen morphologischen Betrachtung der Urniere eine kleine Verzögerung der Entwicklung beim Huhn gegenüber der Amsel. Der Alpensegler nimmt dabei eine Mittelstellung ein. Es ist möglich, dass es sich hier um eine Anpassung an die verschiedene Brutzeit der 3 Arten handelt, d. h., dass z. B. die Amsel mit ihrer sehr kurzen Brutzeit verglichen mit dem Huhn auch in der Nierenausbildung ein beschleunigteres Wachstum zeigt. Die histologische Struktur dagegen ist bei allen Arten dieselbe und ihre Entwicklung auf die Brutdauer abgestimmt. Diese Abgestimmtheit lässt die Annahme, dass es sich hier nur um ein rudimentäres Organ handle, unwahrscheinlich erscheinen. Die Funktionstüchtigkeit der Vogelurniere wurde durch die experimentellen Arbeiten früherer Autoren ziemlich eindeutig bewiesen. Unsere Glomerulus- und Hauptstückmessungen bekräftigen diese Ergebnisse. Sie zeigen eine geregelte Zu- und Abnahme dieser wichtigen Nierenteile. Auch die gesamthistologische Ausbildung des Urnierennephrons, das eine hohe Differenzierung aufweist und mit demjenigen der definitiven Nieren verglichen werden kann, spricht für die Wichtigkeit dieses Organes. Ebenso sprechen die bei allen Arten zur relativ gleichen Zeit auftretenden und wieder verschwindenden Veränderungen (Sekretzellen) im Epithel des Hauptstückes für die Funktionstüchtigkeit. Es ist ganz unwahrscheinlich, dass ein nur rudimentär auftretendes

Organ eine solche, immer gleich sich darbietende Struktur aufweisen würde.

Das Urnierennephron zeigt, nebst einem hochdifferenzierten Glomerulus, eine histologisch gut abgrenzbare Einteilung in 4 weitere Abschnitte (Hauptstück, Ueberleitungsstück, Mittelstück und Verbindungsstück). In ihrer histologischen Struktur entfernen sie sich oft ziemlich weit von den entsprechenden Abschnitten des Vogelmetanephros, gewisse Teile zeigen mehr Aehnlichkeit mit dem Nephron der Amphibien und Reptilien, besonders aber auch was die Gesamtanordnung anbetriffet. Sie sind weniger gewunden als in der Nachniere, den Haftpunkt des Kanälchens übernimmt in der Urniere das Mittelstück, in der Nachniere das Überleitungsstück. Es scheint sich hier eine gewisse Verwandtschaft mit der Niere der tieferstehenden Tierklassen zu zeigen, die ja auch Urnieren sind. Gewisse Strukturen im Hauptstückepithel lassen es auch möglich erscheinen, dass die Funktion der Urniere sich etwas anders gestaltet als die der Nachniere.

Nicht nur die Entwicklung und die Funktionsdauer der Urniere passt sich der Brutdauer an, sondern auch der Abbau und der Umbau zum Nebenhoden bezw. Nebenovar verläuft mit der langen oder kurzen Juvenilzeit koordiniert. So sind Ueberreste der Urniere, die nicht in den Dienst des Geschlechtsapparates treten, beim Huhn (absolut betrachtet) länger anzutreffen als bei der Amsel.

In der Ausbildung des Nebenhodens können Verschiedenheiten auftreten, die eventuell durch die bei den verschiedenen Arten voneinander abweichenden Lebensweise bedingt sind. Besonders auffällig ist die starke Spermienansammlung im Nebenhoden des Mauerseglers. Er dient hier vielleicht als Samenspeicher, im Gegensatz zum Haussperling, der im ganzen Kanalsystem des Nebenhodens keine Spermien aufweist (ALVERDES). Dieser Unterschied könnte mit der sehr verschiedenen Lebensweise der beiden Arten in Beziehung stehen, jedoch sind zur endgültigen Abklärung dieser Frage noch weitere Untersuchungen anzustellen.

ZUSAMMENFASSUNG

Besonders genau wurden das Haushuhn, *Gallus domesticus* L., der Alpensegler, *Apus melba* L. und die Amsel, *Turdus merula* L., untersucht. Weitere 8 Arten aus verschiedenen systematischen Gruppen dienten zum Vergleich und zur Ausweitung der Ergebnisse. In Bezug auf die Urnierenentwicklung, ihrem Aufbau und Umbau zu den Gonadenanhängen kann die Brutdauer aller Arten in 4 gleiche Teile eingeteilt werden.

Die äussere Form der Urniere ist im 1. Viertel der Brutzeit länglich. Sie nimmt anfangs fast die ganze Körperhöhle in Anspruch. Bis zur Mitte des 3. Viertels ändert sie sich zu einer gedrungeneren Form ab, wobei die Grössenzunahme hauptsächlich in mediolateraler und dorso-ventraler Richtung vor sich geht. Das Grössenverhältnis verschiebt sich immer mehr zu Gunsten der Körpergrösse. Im letzten Viertel zeigt die Urniere wieder eine spindelförmig-längliche Gestalt. In der Postembryonalzeit verdecken die Gonaden immer mehr die früheren Urnieren.

Auf der Funktionshöhe, die im 3. Viertel der Brutzeit liegt, kann das Urnierennephron in 5 genau abgegrenzte Abschnitte unterteilt werden:

1. das MALPIGHI'sche Körperchen mit der BOWMAN'schen Kapsel und dem Glomerulus, der grosse Kapillaren mit deutlichem Endothel und Deckzellen aufweist;
2. das Hauptstück, das während der Funktionszeit sekretionsähnliche Zustände zufweist;
3. das Ueberleitungsstück, das nur kurz ist und am Gefässpol haftet;
4. das Mittelstück, das einen ziemlich geraden Verlauf zeigt;
5. das Verbindungsstück, das in den Ausfuhrgang (Urnierengang) überleitet.

Im 1. Viertel der Brutzeit sind nur 3 Abschnitte vorhanden Glomerulus, Tubulus secretorius und Tubulus collectivus.

Die ersten 4 Abschnitte sind zu Beginn des 3. Viertels vorhanden jedoch noch nicht ganz ausdifferenziert. Das Verbindungsstücl erscheint erst im Laufe des 3. Viertels.

An Hand von Messungen am Glomerulus und am Hauptstück wie auch gestützt durch die hohe Differenzierung des Nephrons und durch die Koordination der Ur- und Nachnierenentwicklung wird auf die volle Funktionstüchtigkeit der Vogelurniere geschlossen, besonders auch, da frühere Untersuchungsergebnisse anderer Autoren über dieses Problem mit vorliegenden Beobachtungen übereinstimmen.

Der Rückbildung der Urniere geht parallel eine Umbildung, indem einzelne Kanälchen zu den Teilen des Nebenhodens, bezw. Nebenovars umgebaut werden. Die Umbildung der Kanälchen beginnt in der Gegend des Ausfuhrganges und macht sich vor allem in einer Aufhellung des Epithels bemerkbar. Die Glomeruli werden bald zurückgebildet. Diese Umbildung erfolgt bei beiden Geschlechtern auf dieselbe Art. Das Nebenovar unterscheidet sich nur dadurch vom Nebenhoden, dass es keine Verbindung mit der Gonade eingeht. Die nicht in den Dienst des Geschlechtsapparates tretenden Teile zerfallen allmählich und lösen sich im Bindegewebe auf, das stark überhand nimmt.

Das Nebenovar des Adulttieres ist sehr klein; ob es sich zur geschlechtlich aktiven Zeit vergrössert, ist unsicher. Der Nebenhoden vergrössert sich zur Brunstzeit gewaltig und ändert seine Struktur. Beim Mauersegler dient er eventuell als Speicherungsort der Spermien.

LITERATURVERZEICHNIS

1924. Alverdes, K. *Der Nebenhoden des Haussperlings.* Zs. mikr.-anat. Forsch. 1.

1945 Arn, H. *Zur Biologie des Alpenseglers.* Schweiz. Arch. Ornith. 2, Heft 4.

1926. Atwell, W. J. and Hanan, E. B. *The time during which the mesonephros and the metanephros of the developing chick are able to store trypan blue.* Anat. Rec. 32.

1895. Bakounine, S. *Sur l'activité sécrétrice de l'épithélium de Wolff et des épithéliums rénaux dans les premiers jours de développement embryonnaire.* Arch. de Biol. 23.

1933. Bargmann, W. *Weitere histologische Untersuchungen an Nierenkörperchen.* Zs. Zellforsch. 18.

1937 *a*. BARGMANN, W. *Ueber den Bau des Nierenglomerulus der Reptilien*. Zs. Zellfosch. 25.

1937 *b*. —— *Untersuchungen über Histologie und Histophysiologie der Fischniere*. Zs. Zellforsch. 26.

1930. BENSLEY, R. R. and BENSLEY, D. R. *The structure of the renal corpuscle*. Anat. Rec. 47.

1938. BOLK, GÖPPERT, KALLIUS, LUBOSCH. Handbuch der vergleichenden Anatomie, Band 5: van der BROEK, A. J. P.: Harnorgane.

1916. BREMER, J. L. *The interrelations of the mesonephros, kidney and placenta in different classes of animals*. Amer. J. Anat. 19.

1931. BRODERSEN, J. *Einiges über die Zellen der Hauptstücke der Mäuseniere*. Zs. mikr.-anat. Forsch. 25.

1911. CHAPPELIER, A. *Le canal de Wolff chez la femelle adulte des oiseaux et principalement des Fringillidés*. Bull. sc. de la France et Belgique 7, 45.

1893. DISSE, J. *Ueber die Veränderungen der Nierenepithelien bei der Sekretion*. Anat. H. 2.

1926. ERNST, M. *Vergleichende Untersuchungen über die Urnierensekretion*. Zs. Anat. 79.

1914 et 1920. FIRKET, J. *Recherches sur l'organogenèse des glandes sexuelles chez les Oiseaux*. Arch. de Biol. 29 und 30.

1912. FRIDERICIA, C. S. *Untersuchungen über die Harnsäureproduktion und die Nucleoproteidneubildung beim Hühnerembryo*. Skand. Arch. Physiol. 26.

1927. HANAN, E. B. *Absorption of vital dyes by the fetal membranes of the chick*. 1. *Vital staining of the chick-embryo by the injections of trypanblue into the air chamber*. Amer. J. Anat. 38.

1905. HERTWIG, O. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Band 3, 1. Teil: FELIX W.: Harnorgane.

1944. HINTZSCHE, E. *Ueber Beziehungen zwischen Placentarbau, Urniere und Allantois*. Zs. mikr.-anat. Forsch. 48.

1947. HÖBER, R. *Die physikalische Chemie der Zellen und der Gewebe*. Bern.

1928. HURD, M. C. *Observations on the storage of trypan blue in the embryo chick*. Amer. J. Anat. 42.

1927. KOSUGI, T. *Beiträge zur Morphologie der Nierenfunktion*. Beitr. path. Anat. und allg. Path. 77.

1939. KOZLIK, F. *Ueber den Bau des Nierenkanälchens. Vergleichend-anatomische Untersuchungen*. Zs. Anat. und Entw.-gesch. 109.

1940. —— *Das Nephron der Gymnophionen*. Zs. Anat. und Entw.-gesch. 110.

1935. KOZLIK, F. und ERBEN. *Die Form und die histologische Differenzierung menschlicher Urnieren*. Zs. mikr.-anat. Forsch. 38.

1930.31. Kummerlöwe, H. *Vergleichende Untersuchungen über das Gonadensystem weiblicher Vögel.* Zs. mikr.-anat. Forsch. 21, 22 und 24.
1920. Lewis, F. T. *The course of the Wolffian tubules in Mammalian Embryos.* Amer. J. Anat. 26.
1923. Li Koue Tchang. *Recherches histologiques sur la structure du rein des oiseaux.* Thèse sc. Lyon.
1937. Krüger, O. *Versuche zur Fixierung des Funktionszustandes des Hauptstückes der menschlichen Niere und zur Bedeutung der Kuppenbläschen der Epithelien.* Zs. mikr.-anat. Forsch. 41.
1927. Lillie, F. R. *The development of the chich.* 2nd Edition, New York.
1902. Loisel, G. *Sur les fonctions du corps de Wolff chez l'embryon d'oiseaux.* C. R. Soc. Biol. Paris, 54, 4.
1885. v. Mihalkovics, V. *Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten.* Internat. Monatsschr. Anat. und Hist. 2.
1915/16. v. Möllendorf, W. *Die Dispersität der Farbstoffe, ihre Beziehung zur Speicherung und Ausscheidung in der Niere.* Anat. H. 53.
1923. —— *Zur Histophysiologie der Niere.* Erg. Anat. 24.
1930. —— Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Band 7, 1. Berlin.
1936. —— *Zur Histophysiologie der Nieren von Hippocampus gutt. und Lepadogaster cand.* Zs. Zellforsch. 24.
1931. Needham, J. Chemical Embryology. Cambridge 1931.
1926. Nemiloff, A. *Histophysiologische Untersuchungen über den Nebenhoden.* Zs. Anat. und Entw.-gesch. 79.
1891. Nicolas, A. *Contributions à l'étude des celles glandulaires. 1. Les éléments des canalicules du rein primitif chez les Mammifères.* Internat. Monatsschr. Anat. und Physiol. 8.
1937. Niethammer, G. Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd. 1.
1935. Portmann, A. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta Biotheoretica.
1938 *a.* —— *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.* Rev. Suisse Zool. 45.
1938 *b.* —— *Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem.* 1. Teil. Bio-Morphosis 1.
1886/8. Ranvier, L. *Le mécanisme de la sécrétion.* J. de Micrographie, 10, 11, 12.
1895. Sauer, H. *Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung.* Arch. mikr. Anat. 46.
1927. Schmalhausen, J. *Beiträge zur quantitativen Analyse der Formbildung. 1. Ueber die Gesetzmässigkeiten des embryonalen Wachstums.* Arch. Entw.-mechanik 109.

1940. SCHNEIDER, B. *Beiträge zur funktionellen Bedeutung embryonaler Organe. Untersuchungen an der Urniere und endothelialen Phagocyten des Hühnchenkeimes.* Arch. Entw.-mechanik, 140.

1927. SHIKINAMI, J. *Detailed form of the Wolffian Body in Human Embryos of the first eight weeks.* Publ. Carnegie Inst. Washington. Publ. Nr. 363.

1945/46. SJÖSTRAND, F. *Ueber die Eigenfluorescenz tierischer Gewebe mit besonderer Berücksichtigung der Säugetierniere.* Acta anat. Suppl. 1 ad Vol. I.

1927/34. STRESEMANN, E. Aves in *Kükenthals* Handbuch der Zoologie. Band VII, 2te Hälfte. Berlin und Leipzig.

1891. VAN DER STRICHT, O. *Contribution à l'étude du mécanisme de la sécrétion urinaire.* C. R. Acad. Sc. Paris, 112.

1933. TERBRÜGGEN, A. *Cytologische Untersuchungen zur Frage der Nierenfunktion unter normalen und abgeänderten Verhältnissen.* Virchow's Arch. 290.

1935. VILTER, R. *Morphologie und Entwicklung des Nachnierenglomerulus der Taube.* Anat. Rec. 63.

1897. WEBER, S. *Zur Entwicklungsgeschichte des uropoetischen Apparates bei Säugern mit besonderer Berücksichtigung der Urniere zur Zeit des Auftretens der bleibenden Niere.* Inaug. Diss. Freiburg i. B.

1908. v. WINIWARTER und SAINMONT, G. *Nouvelles recherches sur l'ovogénèse de l'ovaire des Mammifères.* Arch. de Biol. 24.

1910. ZARETZKI, S. *Versuche über vitale Färbung des Embryos.* Arch. path. Anat. 201.

1929. ZIMMERMANN, K. W. *Ueber den Bau des Glomerulus der menschlichen Niere.* Zs. mikr.-anat. Forsch. 18.